The D. H. Hill Library

North Carolina State University

QK565
J3

NORTH CAROLINA STATE UNIVERSITY LIBRARIES
S00485818 Y

THIS BOOK IS DUE ON THE DATE INDICATED BELOW AND IS SUBJECT TO AN OVERDUE FINE AS POSTED AT THE CIRCULATION DESK.

Charles JANET

L'ALTERNANCE SPOROPHYTO-GAMÉTOPHYTIQUE DE GÉNÉRATIONS CHEZ LES ALGUES

LIMOGES
IMPRIMERIE-LIBRAIRIE DUCOURTIEUX ET GOUT
7, rue des Arènes, 7

1914

L'ALTERNANCE

SPOROPHYTO-GAMÉTOPHYTIQUE

DE GÉNÉRATIONS CHEZ LES ALGUES

HOLOPHYTE

L'holophyte d'une espèce végétale (l'holozoïte d'une espèce animale, l'holobionte d'un Etre vivant) est l'ensemble de tout ce qui résulte du développement du zygote ou œuf fécondé, y compris l'oogénèse et la spermatogénèse productrices des nouveaux gamètes. L'holophyte apparaît avec le zygote. Il s'évanouit, ne laissant que des squelettes formés de substances inertes, par la mort de ses plastides (1) ergasiaux et par la résolution de ses mérides terminaux en gamètes qui représentent des holophytes nouveaux. Chez le Volvox, forme très ancienne,

(1) Nous appellerons plastide la partie protoplasmique de la cellule, que cette dernière constitue, à elle seule, un individu ou qu'elle soit engagée dans un organisme multicellulaire. Le plastide constitue toute la cellule lorsqu'il n'y a pas d'enveloppe inerte (spermatozoïde). Il n'en comprend que la partie vivante lorsque cette cellule comporte une enveloppe inerte qui peut être très mince (certaines Chlamydomonadines libres) ou si épaisse (Volvox) que le plastide n'en forme plus qu'une faible partie centrale.

Avec Schimper, les botanistes emploient le terme de plastide pour dénommer, dans la cellule végétale, les plasmorganes, intercalés entre l'ectoplasme et l'endoplasme, dont la fonction s'effectue par l'intermédiaire des pigments. On peut renoncer à employer ce terme pour désigner ces plasmorganes parce qu'ils ont une quantité, bien suffisante, d'autres noms, tels que chromatophores, leucites, trophoplastes, chromoplastes, autoplastes, sans compter les noms spéciaux qui font allusion à la coloration dominante de leurs pigments, tels que chloroplastes (chlorophylle des Chlorophycées), phaéoplastes (phycophéine des Phaéophycées), rhodoplastes (phycoérythrine des Rhodophycées).

60170

qui s'est conservée inchangée jusqu'à nos jours, l'holophyte comprend en général des milliers ou même des millions d'individus. Chez la Phanérogame dioïque, il peut n'en comprendre qu'un couple et, chez la Phanérogame monoïque, il peut n'en comprendre qu'un seul.

ORTHOPHYTE

Utile au point de vue éthologique, le concept de l'holophyte doit être remplacé, lorsqu'il s'agit d'une question de morphologie, par celui, beaucoup plus simple, de l'orthophyte. Par ce terme, il faut entendre toute succession de mérides qui, dans un holophyte, conduit directement du zygote à un premier couple de gamètes. Comme il y a toujours une séparation précoce ou tardive des sexes, l'orthophyte comprend, en réalité, une partie mâle, andro-orthophytique, et une partie femelle, gyno-orthophytique, précédées d'une partie initiale, commune, dépourvue de tout caractère sexuel.

L'extension, dans l'orthophyte, de cette partie commune est extrêmement variable. Elle peut être nulle. Dans ce dernier cas, la division de l'orthophyte, en une partie mâle et une partie femelle, se présentant ab ovo, l'orthophyte comprend deux zygotes initiaux dont l'un est androgène et l'autre gynécogène.

Proplastide et Méride

Nous appellerons proplastide tout individu monoplastidien, ou toute cellule représentative d'un individu monoplastidien ancestral, qui est apte à se développer directement, par une succession de bipartitions, en un groupe de plastides apte à mener une existence libre ou représentatif d'un ensemble polyplastidien ancestral qui était apte à mener une telle existence.

Nous appellerons méride (1) tout ensemble de plastides qui

(1) C'est pour éviter la création d'un mot nouveau que nous adoptons, ici le terme de méride. Ce terme est généralement employé pour désigner le métamère ou l'antimère de l'Animal polyméridé, c'est-à-dire employé avec une signification très notablement différente de celle que nous lui attribuons

Library
N. C. State College

résulte du développement direct d'un proplastide et qui est, à son tour, producteur de nouveaux plastides.

Nous reviendrons, plus loin, sur ces deux définitions, en parlant du Volvox, parce que l'individu volvocéen est l'un des meilleurs exemples du méride et que les cellules initiales des divers mérides volvocéens sont, tous, de bons exemples du proplastide.

Les types de mérides que nous rencontrerons dans le présent travail sont :

1° le méride diffus,
2° le méride filamenteux colonial,
3° le méride monosiphoné,
4° le méride polysiphoné,
5° le méride phytoblastéen eudorinien,
6° le méride phytoblastéen volvocéen.

Méride diffus. — Le type du méride diffus est l'essaim, parfois immense, des individus monoplastidiens flagellés issus de l'une des spores résultant de la série des bipartitions qui s'effectuent, sous l'enveloppe kystique, chez les Phytoflagellates.

Méride filamenteux colonial. — Le méride filamenteux colonial a pour type le filament, à une seule file de cellules, de l'Ulothrix. Il dérive directement du méride diffus. En effet, au lieu de se libérer immédiatement, les plastides résultant des bipartitions, lesquelles sont toutes parallèles entre elles, demeurent réunis par leurs membranes. Ce filament est bien un méride, puisqu'il est issu d'un proplastide et qu'il est producteur de proplastides. Tous ses plastides perdent assez précocement leurs liaisons protoplasmiques de bipartition. Il en résulte que ce filament devient colonial.

Méride filamenteux monosiphoné. — Un type de ce genre de méride est, par exemple, le monosiphon tétrasporigène de la

ici. Nous l'adoptons cependant, au moins provisoirement, parce qu'il existe déjà d'autres mots, tels que segment, somite et zoonite, pour désigner la division secondaire de la blastula initiale en métamères ou antimères aptes, ou homologues à des portions ancestralement aptes, à se séparer pour mener une existence libre. Si, cependant, pour éviter toute confusion entre le nouveau concept que nous cherchons à introduire ici pour l'élément morphologique polyplastidien chez les Volvocacées, les Ulotrichacées, etc., et le concept, bien différent, du méride chez les Animaux polyméridés, on préférait avoir un mot nouveau, on pourrait employer, pour les Volvocacées et les Ulotrichacées, le terme de mérisme (μέρισμα, morceau).

Rhodophycée polysiphonée à tétraspores. C'est un filament à une seule file de cellules, comparable, sous ce rapport, au filament de l'Ulothrix, mais qui en diffère en ce que, par la conservation permanente de ses plasmonèmes ou liaisons protoplasmiques interplastidiennes de bipartition, il a perdu son caractère colonial primitif.

Le filament monosiphoné doit être considéré comme étant un méride, parce que la cellule initiale dont il est issu, et la cellule mère de tétraspore qu'il produit, ont l'une et l'autre la valeur d'un proplastide.

Méride filamenteux polysiphoné. — Ce genre de filament, qui constitue le thalle principal de la Rhodophycée polysiphonée, dérive du précédent par formation, autour de chacun des plastides du filament monosiphoné, d'un verticille de plastides. Les verticilles ainsi formés sont aptes à se souder secondairement les uns à la suite des autres.

Mérides phyto-blastéens eudorinien et volvocéen. — La blastéa animale de Haeckel dérive d'un groupement de Zooflagellates en une strate sphéroïdale, à une seule assise de plastides, tous orientés de la même manière par rapport au monde extérieur.

Le Zooflagellate ancestral qui, par acquisition du mode de nutrition photosynthétique et perte concomitante du mode de nutrition zoïque, est devenu le Phytoflagellate avait déjà l'aptitude à se développer, sous un kyste, en une blastéa. Il en résulte que la blastéa animale (zooblastéa) et la blastéa végétale (phytoblastéa) sont homologues d'une blastéa zoïque ancestrale et sont, par conséquent, homologues entre elles.

Il y a à distinguer la phyto-blastéa eudorinienne qui, ne comprenant aucun plastide ergasial, se résout intégralement, sans mortalité nécessaire, en cellules gonidiales, qui sont, toutes, productrices de mérides nouveaux, et la phyto-blastéa volvocéenne qui transforme le plus grand nombre de ses plastides en ergasies, nécessairement périssables, nourricières d'un nombre restreint de plastides gonidiaux.

L'ontogénèse de la phyto-blastéa volvocéenne débute sous forme d'une tablette polyplastidienne, plane ou peu incurvée. C'est le stade plakéa (πλάξ, dalle, tablette) qui n'est pas dépassé par le Gonium. En multipliant le nombre de ses plastides, cette tablette prend d'abord la forme d'une coupe, puis rapidement

celle d'un sphéroïde pourvu d'une ouverture. C'est le stade phialéa (φιάλη, coupe, fiole). Par suite du comblement de l'ouverture (phialopore), comblement qui résulte de la gélification des membranes des cellules periphialoporiques, le sphéroïde volvocéen devient une phyto-blastéa. Chez l'Eudorina, le phialopore apparaît comme bordé de 4 plastides. Sauf des exceptions assez fréquentes, le phialopore du Volvox est bordé de 12 plastides.

Les premiers stades de l'ontogénèse du méride volvocéen sont assez faciles à observer. Il n'en est plus de même des stades suivants, à cause de l'apparence irrégulière que prennent, sur la sphère, les contours des plastides et leurs plans de bipartition. Voici comment les choses se passent.

A la suite de la 4e bipartition on a une tablette de 16 plastides dont quatre forment un groupe crucial central tandis que les douze autres sont disposés en une couronne marginale. Si nous considérons les stades de bipartition ultérieurs comme étant groupés deux par deux, nous pourrons dire que l'ontogénèse comporte une succession de doubles bipartitions telles que chacune d'elles transforme, sans le déplacer, chacun des plastides préexistants en un groupe de quatre plastides disposés sur les quatre sommets d'un losange dont le grand axe est situé à peu près sur un méridien.

Ces doubles bipartitions, dont chacune quadruple le nombre des plastides, se réalisent de manière à conserver, géométriquement intactes, la croix centrale et la couronne de 12 plastides marginaux. Il y a donc création d'une nappe unistratifiée de plastides, nappe qui étant obligée de rester constamment en continuité avec son aire cruciale centrale, formée de quatre plastides, et avec sa couronne marginale inextensible composée de douze plastides ne peut que se gonfler en une strate sphéroïdale.

En conséquence de ce développement transformateur de la plakéa en phialéa, le centre du groupement crucial et la couronne marginale de la plakéa deviennent, respectivement, le pôle antiphialoporique et le pourtour phialoporique de la phialéa.

Nombre des chromosomes dans les mitoses

On sait que dans chacune des mitoses de l'ontogénèse d'une espèce végétale donnée, et suivant la place que la mitose considé-

rée occupe dans l'orthophyte, les deux nouveaux noyaux produits reçoivent leur chromatine soit en un nombre n soit en un nombre voisin de $\frac{n}{2}$ chromosomes, le nombre n étant un nombre constant dans chaque espèce.

Ces deux nombres n et $\frac{n}{2}$ peuvent être appelés, respectivement, diploïde et haploïde (Strasbürger) ou holochromatique et hémichromatique, si l'on préfère considérer le premier de ces nombres comme étant le nombre fondamental.

On peut appeler mitose holochromatique toute mitose qui divise un noyau ayant reçu sa chromatine sous forme de n chromosomes, en deux nouveaux noyaux qui reçoivent chacun la leur aussi sous forme de n chromosomes.

On peut appeler mitose réductrice ou méotique ou simplement méose toute mitose qui divise un noyau ayant reçu sa chromatine sous forme de n chromosomes, en deux nouveaux noyaux qui reçoivent la leur chacun en $\frac{n}{2}$ chromosomes.

Enfin, on peut appeler mitose hémichromatique toute mitose qui divise un noyau ayant reçu sa chromatine sous forme de $\frac{n}{2}$ chromosomes en deux nouveaux noyaux qui reçoivent chacun la leur aussi sous forme de $\frac{n}{2}$ chromosomes.

En fait, la méose, qui divise toujours un noyau ayant reçu sa chromatine sous forme de n chromosomes, peut donner non pas deux fois $\frac{n}{2}$ mais quatre fois $\frac{n}{2}$ chromosomes. C'est une préparation anticipée des $\frac{n}{2}$ chromosomes qui doivent être fournis à chacun des quatre noyaux résultant de la mitose méotique et de la mitose suivante. La méose peut alors être considérée comme étant réalisée par la succession de ces deux mitoses connexes.

Chez le Fucus, qui représente probablement une forme très ancienne, c'est la première mitose du développement de la cellule mère de gamètes (gamétogonidie ou gamétogone) qui, à elle seule, ce qui est le processus ancestral primitif, réalise la méose.

On peut appeler :

a) Méride holochromatique, le méride dont l'ontogénèse ne comprend que des mitoses holochromatiques.

b) Méride méotique, le méride dont l'ontogénèse comporte une méose qui est toujours primitivement initiale. Si l'ontogé-

nèse du méride méotique se prolonge par d'autres mitoses, ces mitoses ultérieures sont hémichromatiques.

c) Méride hémichromatique, le méride dont l'ontogénèse ne comporte que des mitoses hémichromatiques.

Nous laissons ici de côté le fait, observé chez les Animaux, consistant en ce que, au point de vue du nombre des chromosomes, l'espèce peut posséder une seule sorte d'oosphère, mais deux sortes de spermatozoïdes et, par conséquent, deux sortes de zygotes.

Alternance sporophyto-gamétophytique de générations

Le noyau du zygote végétal reçoit sa chromatine sous forme de n chromosomes qui lui sont fournis en deux lots, un lot mâle et un lot femelle, composés, chacun, de $\frac{n}{2}$ chromosomes. Les premières mitoses de l'orthophyte sont holochromatiques; mais une méose survient toujours, précocement ou tardivement, chez tous les Végétaux.

Parfois, cette méose se réalise dans l'ontogénèse du couple de mérides gamétaires terminaux de l'orthophyte (Fucus).

Mais, chez la plupart des Végétaux, elle se réalise dans un méride qui n'est pas un méride gamétaire terminal. Dans ce cas, d'autres mérides apparaissent à la suite du méride méotique. Ce dernier sépare alors une succession de mérides à ontogénèse holochromatique d'avec une succession de mérides à ontogénèse hemichromatique, et cette hémichromatie persiste définitivement jusqu'à la fin de l'orthophyte, c'est-à-dire jusqu'à l'apparition du couple de gamètes.

Lorsque l'orthophyte est ainsi formé de deux parties, dont la première est une succession de mérides holochromatiques terminée par un méride méotique, et dont la seconde est une succession de mérides, tous, hémichromatiques, la première partie est appelée sporophyte et la seconde gamétophyte. Cette constitution sporophyto-gamétophytique de l'orthophyte constitue la génération alternante (Generationswechsel) de Hofmeister.

Tous les Cormophytes (Bryophytes, Ptéridophytes, Anthophytes), et certaines Algues (Spirogyra, Rhodophycées à tétraspores) présentent une telle division. Leur orthophyte comprend, par conséquent, deux parties d'apparition successive, à savoir :

1° Le sporophyte, qui est produit par le zygote et qui est producteur de spores hémichromatiques ou méospores.

2° Le gamétophyte, qui est produit par la spore hémichromatique, et qui est producteur de gamètes également hémichromatiques.

Ce fait étant général chez les Cormophytes, il est bien probable qu'il ne constitue pas une homologie de convergence, mais une véritable homophylie, et qu'il est, par conséquent, la répétition ontogénétique d'une acquisition phylogénétique effectuée par des ancêtres communs à tous les Cormophytes et aux Rhodophycées à tétraspores, ancêtres qui étaient certainement des Algues vertes.

Hypothèse relative au mode d'apparition phylogénétique de l'alternance de générations

Une hypothèse, justifiée par la considération du moment où la méose ou réduction chromatique s'effectue au cours de l'ontogénèse, peut être faite au sujet du mode d'apparition phylogénétique de l'alternance sporophyto-gamétophytique de générations.

Chez l'Animal, contrairement à ce que bon nombre d'auteurs admettent, et à ce que j'ai, moi-même, admis dans un travail récent (J. 1912[1]), l'orthozoïte ne se divise pas en un sporozoïte et un gamétozoïte.

L'ontogénèse de l'orthozoïte est holochromatique avec méose terminale. Le spermatozoïde et l'oosphère reçoivent leur chromatine, chacun, sous forme de $\frac{n}{2}$ chromosomes, ou d'un nombre voisin, et leur gamie donne un zygote qui se développe par une ontogénèse holochromatique.

L'andro-orthozoïte et le gyno-orthozoïte, généralement séparés ab ovo, se terminent, chacun, par un méride gamétaire dont l'ontogénèse comprend une méose. Le méride gamétaire mâle se résout en spermatozoïdes, et le méride gamétaire femelle se résout en quatre oosphères, dont l'une devient apte à la gamie, au détriment des trois autres qui régressent et disparaissent.

Chez le Fucus, Algue dont l'orthophyte, bien que l'opinion contraire soit généralement admise, ne se divise certainement pas réellement en un sporophyte et un gamétophyte, les choses

se passent comme chez les Animaux, c'est-à-dire, que la méose s'effectue dans les mérides terminaux ou mérides gamétaires.

La méose, qui conduit à la constitution hémichromatique du gamète, se réalise, donc, chez les Animaux et chez le Fucus dans le méride gamétaire et par conséquent dans la gamétogénèse.

Chez les Cormophytes et les Rhodophycées à tétraspores, au contraire, la méose se réalise dans le méride tétraplastidien qui se résout en quatre méospores, c'est-à-dire dans le méride qui suit la série des mérides holochromatiques et précède la série des mérides hémichromatiques.

La méose s'effectue ainsi, chez ces Végétaux, dans la méosporogénèse, et il en résulte, qu'étant déjà réalisée, elle n'a plus à s'effectuer, ultérieurement, au cours de la gamétogénèse.

Ces considérations peuvent conduire à supposer que l'origine phylogénétique de la différenciation sporophyto-gamétophytique doit être cherchée dans une adaptation telle que la suivante.

Une Algue verte, isogamétaire, ne comportant pas encore l'alternance sporophyto-gamétophytique, présentait un orthophyte qui, comme celui du Fucus, débutait par un zygote et conduisait directement, sans production intercalaire de spores hémichromatiques, à la formation d'un couple de mérides gamétaires. L'ontogénèse holochromatique de cet orthophyte se terminait par l'ontogénèse méotique d'un couple de mérides gamétaires se résolvant en isogamètes hémichromatiques.

Mais il est arrivé que des isogamètes, aptes à se conjuger en un zygote, ne rencontrant pas de partenaire, se développaient parthénogénétiquement. Ils donnaient une génération qui, si nous en jugeons d'après ce que nous montrent les Rhodophycées, qui auraient, sur ce point, conservé une particularité ancestrale, était identique à celle issue du zygote, à cela près, toutefois, qu'au lieu d'être holochromatique, comme cette dernière, elle était hémichromatique. Cette génération, qui continuait à produire des isogamètes hémichromatiques, se terminait dès que ces derniers, parvenant à se conjuguer, donnaient un zygote, proplastide d'une génération nouvelle à ontogénèse de nouveau holochromatique.

Par suite des avantages qui ont pu résulter, pour l'espèce, de

la succession périodique de ces deux générations dont l'une restait, avec plus de persistance, adaptée aux conditions ancestrales, tandis que l'autre était plus apte, par suite de sa constitution cytologique différente, à profiter de conditions ambiantes non ou moins bien utilisées par la génération précédente, l'alternance, jusque là simplement éventuelle, a pu, chez certaines Algues, devenir normale et, finalement, nécessaire et définitivement acquise. Par ce processus, des isogamètes aptes à copuler sont devenus des isogamètes nécessairement parthénogénétiques appelés spores. Pour rappeler que leur formation résulte d'une méose, nous les dénommerons méospores.

Cette Algue, ancêtre des Rhodophycées, ancêtre plus lointain des Cormophytes, s'est adaptée à la production de deux générations alternantes, probablement saisonnières, à savoir :

1° Une génération holochromatique, ayant transformés ses isogamètes en méospores définitivement inaptes à la gamie;

2° Une génération hémichromatique, à qui, par suite de la disparition des gamètes dans la génération précédente, incombait la tâche de réaliser la gamétogénèse, mais, cela, sans avoir à effectuer la méose, l'hémichromatie se trouvant être préexistante.

De ces deux générations, dont l'ensemble constitue non pas une simple alternance de formes, mais bien une génération alternante vraie, la première est devenue le sporophyte, et la seconde le gamétophyte .

L'orthophyte de la Rhodophycée à tétraspores et celui du Cormophyte seraient ainsi, en réalité, un diplo-orthophyte, homophyle de la somme d'un orthophyte zygotaire et d'un orthophyte parthénogénétique d'une Algue verte isogamétaire ancestrale. Comme nous le verrons, l'Ulothrix peut être considéré comme étant une forme représentative de cet ancêtre.

Il résulte de ce qui vient d'être exposé que la méospore, c'est-à-dire la tétraspore de la Rhodophycée polysiphonée, la spore du Bryophyte, celle du Ptéridophyte et le grain de pollen de la Phanérogame, est homophyle de l'isogamète parthénogénétique d'une Algue verte isogamétaire ancestrale.

Chez le Bryophyte, la méospore ne présente, dans chaque espèce, qu'une seule forme. C'est que la manifestation des caractères sexuels ne s'étend pas, dans l'orthophyte, jusqu'à elle. La méospore est, ici, indifféremment androgène ou gynécogène

et n'est, par conséquent, différenciée ni dans le sens mâle ni dans le sens femelle.

Chez la Selaginelle, au contraire, les caractères sexuels ont envahi tout le gamétophyte. Ils atteignent jusqu'à son proplastide, la méospore. Cette dernière se différencie donc en méospore androgène (microspore) et en méospore gynécogène (macrospore). La prédétermination sexuelle de cette dernière la conduit à accentuer sa différenciation par l'emmagasinement d'abondantes réserves.

Un tel envahissement cénogénétique de l'orthophyte, par l'apparition précoce des caractères sexuels, se retrouve chez la Phanérogame. (J., 1912[1], figures p. 13, p. 17, p. 21.)

Comparaison de la génération alternante végétale avec deux générations animales

Dans un travail précédent, intitulé « Le sporophyte et le gamétophyte du Végétal; le soma et le germen de l'Insecte » nous avons comparé, d'une part, le soma avec le sporophyte, comme étant, l'un et l'autre, des parties surtout végétatives, et d'autre part, le germen avec le gamétophyte, comme étant, l'un et l'autre, des parties surtout gamétigènes. Mais, c'est là une comparaison physiologique et non morphologique, car, si les cellules sexuelles primordiales qui se libèrent, précocement et complètement, de la blastula animale, et immigrent, ultérieurement, dans l'intérieur du soma embryonnaire, sont de véritables spores agamètes amiboïdes, elles ne sont pas homologues à des méospores. Comme nous le verrons dans un travail ultérieur, l'holozoïte de l'Insecte comprend non pas un sporozoïte et un gamétozoïte, mais bien un orthozoïte fécond, représenté par la blastula et le germen, et un para-orthozoïte stérile, représenté par le soma.

Bien qu'il faille, ainsi, renoncer à trouver une division de l'orthozoïte en un sporozoïte et un gamétozoïte, il est, cependant, possible de faire, entre le Végétal à générations sporophytique et gamétophytique alternantes, d'une part, et l'Animal, d'autre part, une comparaison ayant une valeur morphologique réelle et bien concordante avec l'hypothèse émise, ci-dessus, relativement à l'origine phylogénétique, par génération alternante vraie, du sporophyte et du gamétophyte. Ce sera, par exemple, la comparaison, résumée dans le tableau de la page 15, de l'andro-

Nombres des chromosomes fournis aux plastides au cours de l'ontogénèse chez l'Abeille

	Individu femelle	Individu mâle	
Protoméride femelle	Zygote gynécogène : 32 chromosomes	Oosphère parthénogénétique androgène : 16 chromosomes	Protoméride mâle
	Le zygote et l'oosphère se développent, l'un comme l'autre, en une blastula ou protoméride qui donne un soma et un germen. Le soma est une adaptation de l'ergasium de la blastéa ancestrale au service du germen. Le germen vit ainsi en parasite dans le soma et l'épuise. Le soma et le germen n'ont entre eux, en dehors des actions réactionnelles réciproques transmises par le milieu commun qu'ils se créent, aucune liaison, ni protoplasmique ni nerveuse.		
Soma femelle	Le soma femelle et le soma mâle sont composés, l'un et l'autre, d'une chaîne linéaire de schizomérides qui résultent d'une segmentation intercalaire du protoméride. Les cellules constitutives de ces schizomérides se multiplient, puis meurent sans postérité. Les mitoses du développement du soma comportent :		Soma mâle
	Chez la femelle : 32 chromosomes	Chez le mâle : 16 chromosomes	
Germen femelle	Le germen femelle et le germen mâle proviennent, l'un et l'autre, de plastides sexuels primordiaux qui représentent le gonidium de la blastula. Ces plastides se libèrent, et ensuite, par pénétration amiboïde, ils immigrent dans l'intérieur des schizomérides. Les premières mitoses du développement des plastides sexuels primordiaux comportent :		Germen mâle
	Chez la femelle : 32 chromosomes	Chez le mâle : 16 chromosomes	
	Les dernières mitoses du germen conduisent aux états monoplastidiens suivants :		
	Oogonie : 32 chromosomes (seize chromosomes doubles)	Spermatogonie : 16 chromosomes (non doubles)	
	Oocyte de 1er ordre : 16 chromosomes (huit tétrades par division précoce)	Spermatocyte de 1er ordre : 16 chromosomes (seize dyades, par division précoce)	
	Oocyte de 2me ordre : 16 chromosomes (huit dyades)	Spermatocyte de 2e ordre : 16 chromosomes (huit dyades)	
	Oosphère : 16 chromosomes (huit chromosomes doubles)	Spermatozoïde : 16 chromosomes (huit chromosomes doubles)	

Comparaison, au point de vue du Nombre des chromosomes, de l'Ontogénèse de l'andro-orthophyte de la Phanérogame dioïque avec celle de l'ensemble de l'Abeille reine vierge et de l'Abeille mâle issue de cette reine

Phanérogame				Abeille		
Andro-orthophyte de la Phanérogame dioïque	Première Génération ou génération holochromatique à méose terminale résultant du développement du Zygote	Andro-sporophyte producteur de grains de pollen ou méospores androgènes	Zygote ayant reçu sa chromatine en $\frac{n}{2}$ chromosomes mâles $+ \frac{n}{2}$ chromosomes femelles Ontogénèse holochromatique de la première génération Andro-sporophyte | Femelle vierge Méosporogénèse | Oogénèse comportant une méose terminale	Reine vierge productrice d'oosphères androgènes	Génération amphigonique holochromatique résultant du développement du Zygote	Ensemble de l'Abeille reine vierge et de l'Abeille mâle issue de cette reine
	Deuxième Génération ou génération hémichromatique résultant du développement de la Méospore	Andro-gamétophyte producteur d'an-thérozoïdes	Méospore | Oosphère parthénogénétique Ontogénèse hémichromatique de la seconde génération Andro-gamétophyte | Mâle Spermatogénèse Androgamètes	Mâle producteur de spermato-zoïdes	Génération parthénogénétique hémichromatique résultant du développement de l'Oosphère	

orthophyte de la Phanérogame dioïque, avec l'ensemble de l'Abeille reine vierge et de l'Abeille mâle issue de cette dernière.

Malgré les divergences des résultats obtenus par les auteurs qui se sont occupés de la numération des chromosomes, chez l'Abeille, on doit admettre, avec Nachtsheim (1913, p. 228), que les mitoses du développement du zygote, qui donne toujours un individu femelle, comportent normalement 32 chromosomes, tandis que les mitoses du développement de l'oosphère parthénogénétique, qui donne toujours un individu mâle, n'en comportent normalement que 16. L'oogénèse de l'Abeille, étant réalisée à la fin d'une ontogénèse holochromatique, comprend nécessairement une méose; tandis que sa spermatogénèse, qui se réalise à la fin d'une ontogénèse hémichromatique, n'en comporte, conséquemment, pas (Voir le tableau p. 14).

On doit attribuer, soit à des divisions chromatiques précoces, préparatrices de la division suivante, soit à des divisions chromatiques non suivies d'une division nucléaire, soit à d'autres causes, les nombres doubles ou quadruples de ceux indiqués ci-dessus, qui ont été observés dans certains cas (Petrunkewitsch, 1903, Meves 1907).

La comparaison entre l'andro-orthophyte de la Phanérogame dioïque et l'ensemble de la génération amphigonique et de la génération monogonique ou parthénogénétique de l'Abeille s'établit de la manière suivante (Voir le tableau p. 15) :

Le sporophyte est, au point de vue chromatique, comparable à l'Abeille reine vierge androgène.

En effet, l'un et l'autre sont :

a) issus d'un zygote, qui a reçu environ $\frac{n}{2}$ chromosomes mâles et $\frac{n}{2}$ chromosomes femelles.

b) caractérisés par une ontogénèse holochromatique, avec méose terminale.

c) formateurs de produits gonidiaux comparables à savoir : pour le Végétal, de gamètes parthénogénétiques, hémichromatiques, transformés en méospores hémichromatiques; pour l'Abeille reine, d'oosphères parthénogénétiques hémichromatiques.

Quant à l'andro-gamétophyte issu du sporophyte il est comparable à l'Abeille mâle issue de la reine vierge.

En effet, tous deux sont :

a) produits par un gamète parthénogénétique hémichromatique, la méospore hémichromatique étant, d'après notre manière de voir, homophyle d'un tel gamète.

b) caractérisés par une ontogénèse totalement hémichromatique, non accompagnée d'une nouvelle méose que l'hémichromatie préexistante rend inutile et d'ailleurs irréalisable.

c) formateurs d'androgamètes (anthérozoïdes, spermatozoïdes).

Chez la Phanérogame comme chez l'Abeille, le zygote holochromatique donne une ontogénèse holochromatique conduisant à une gonidiogénèse qui comporte une méose et qui produit des gonidies hémichromatiques groupées par quatre à savoir : des méospores chez la Phanérogame. des oosphères, dont trois sont abortives, chez l'Abeille.

La méospore et l'oosphère ainsi produites sont, l'une comme l'autre, le proplastide d'une ontogénèse hémichromatique se terminant par une gamétogénèse entièrement hémichromatique, qui produit des androgamètes.

L'ensemble des parties énumérées dans le tableau qui précède comprend, pour l'Abeille, deux individus et, pour la Phanérogame un seul individu contenant un orthophyte composé de deux générations successives.

Valeur de la dénomination d'alternance de générations chez les Végétaux

Le mode ontogénétique qui conduit à la constitution sporophyto-gamétophytique de l'orthophyte a reçu de Wilhelm Hofmeister la dénomination de Generationswechsel (alternance de génération).

Cette dénomination a été critiquée. Pour O. F. Cook et W. T. Swingle par exemple (1905), il y aurait, non pas une alternance de génération, mais une simple intercalation secondaire, progressive, d'une phase à plastides doubles. Ce serait l'acquisition d'une prolongation ontogénétique de l'état biplastidien du zygote, prolongation qui serait dilatante d'une ontogénèse ancestrale plus courte, ne comprenant que des plastides simples.

Dans notre hypothèse, au contraire, si nous définissons la génération comme étant le produit du développement total

issu d'un gamète, fécondé ou non, développement qui est nécessairement holochromatique, avec méose terminale, dans le cas d'un œuf fécondé (génération amphigonique) et qui est nécessairement hémichromatique, sans méose terminale, dans le cas d'un œuf vierge, (génération monogonique parthénogénétique), le terme de génération alternante se trouve être tout à fait exact. Dans cette hypothèse, en effet, l'orthophyte sporophyto-gamétophytique est pour ainsi dire un diplo-orthophyte résultant de l'association, survenue à un stade très ancien de la phylogénèse, de deux générations successives, à savoir d'une génération amphigonique issue d'un zygote et d'une génération monogonique parthénogénétique issue d'un gamète, (probablement d'un isogamète), primitivement fécondable, qui se serait transformé secondairement en une méospore c'est-à-dire en un gamète hémichromatique, à développement devenu nécessairement parthénogénétique.

Dans la génération alternante végétale de Hofmeister, les botanistes, se basant sur ce fait que l'on appelle mâle la partie qui est productrice de gamètes mâles et femelle la partie productrice de gamètes femelles, ont appelé sporophyte, la première génération, parce qu'elle est productrice de spores, et gamétophyte, la deuxième génération, parce qu'elle est productrice de gamètes.

Ce sont là, certainement, de bonnes dénominations que l'on peut considérer comme définitives.

Il est bon toutefois de remarquer qu'il résulte de ces dénominations adoptées par les botanistes que l'œuf développé s'appelle sporophyte et que la spore développée s'appelle gamétophyte, ce qui est un mode de dénomination inverse de celui adopté, pour d'autres cas, par plusieurs zoologistes, tels que Lacaze-Duthiers et Edmond Perrier, qui appellent oozoïte l'individu résultant du développement de l'œuf et blastozoïte l'individu résultant du développement du bourgeon. Ces zoologistes auraient, peut-être, été amenés à appeler, contrairement à ce qui a été fait par les botanistes, par exemple, oophyte ou zygophyte la première génération qui est l'œuf ou zygote développé et sporophyte (méosporophyte) la seconde qui est la spore (méospore) développée.

Chez le Volvox globator, Hartmann (1904, p. 35) appelle agamonte, agamophyte, individu agamogène, le méride non produc-

teur de gamètes. Il appelle gamonte, gamophyte, individu gamogène hermaphrodite (ou monoïque) le méride simultanément producteur d'androgonidies qui donnent des spermatozoïdes et de gynogonidies qui donnent des oosphères. Il appelle : l'androgonidie, microgamétocyte; les androgamètes, gamètes mâles, microgamètes ou spermatozoaires; les gynogamètes, gamètes femelles, macrogamètes.

Chez le Volvox les expressions d'androgonidie et de gynogonidie, pour désigner la cellule-mère de spermatozoïdes et la cellule-mère de l'oosphère, sont dues aux anciens auteurs. Ce sont de bonnes dénominations qui peuvent être conservées.

Mais, ces mêmes auteurs ont donné à la gonidie agamète (agamète de Hartmann, 1904, p. 35) la dénomination de parthénogonidie qui, elle, ne peut pas être conservée, parce qu'elle s'applique à un proplastide qui n'a absolument aucun rapport avec la parthénogénèse.

Ce proplastide est un agamète spécial, présentant ce caractère remarquable de rester en continuité protoplasmique avec les plastides ergasiaux qui l'entourent et d'être nourri par eux, non seulement pendant la durée de son état monoplastidien mais encore pendant la durée des bipartitions qui le transforment en un méride. Il est, par conséquent, l'origine monoplastidienne d'un véritable bourgeon qui constitue l'une des innombrables ramifications de l'holophyte, ramification qui se libère, pour mener une vie libre, dès que ses bipartitions l'ont conduit à avoir son nombre définitif de plastides. Nous l'appellerons cladogonidie (J. 1912[3] p. 56).

Pléomorphisme

Si l'on appelle pléomorphisme la succession, dans une même génération végétale, de plusieurs formes différentes, issues, chacune d'un proplastide, cette dénomination ne pourra pas s'appliquer, dans notre hypothèse, à la différenciation sporophyto-gamétophytique. Mais elle s'appliquera, par exemple, à la succession (diplomorphisme) des deux formes (carposporophyte et tétrasporophyte) dont l'ensemble constitue, chez la Rhodophycée à tétraspores, la génération sporophytique.

Classification des Proplastides au point de vue chromatique

Au point de vue chromatique, c'est-à-dire au point de vue du nombre des chromosomes qu'ils ont reçus et de celui qu'ils fournissent, dans la mitose, à chacun de leurs deux plastides fils, les proplastides ou états monoplastidiens des mérides peuvent être classés comme l'indique le tableau de la page 20.

Dans ce tableau, les proplastides sont répartis en cinq catégories.

1° Le proplastide amphimixique ou zygote reçoit $2 \times \frac{n}{2}$ chromosomes, à savoir $\frac{n}{2}$ chromosomes mâles, apportés par l'androgamète, et $\frac{n}{2}$ chromosomes femelles, apportés par le gynogamète. Il donne n chromosomes à chacun de ses deux, noyaux fils.

2° Le proplastide holochromatique ou agamète reçoit n chromosomes et donne n chromosomes à chacun de ses deux noyaux fils.

3° Le proplastide méotique, qui est soit une gamétogonidie ou cellule mère de gamètes terminaux d'un orthophyte simple (méogamètes), soit une méosporogonidie (cellule mère de méospores ou gamètes ancestraux devenus nécessairement parthénogénétiques par perte de leur aptitude à la gamie), reçoit n chromosomes et en donne $\frac{n}{2}$ à chacun de ses deux noyaux fils.

Cela suppose que la méose est effectuée par une seule mitose tandis qu'en général elle semble résulter de plusieurs mitoses. En réalité on peut admettre que la première interprétation conforme d'ailleurs à ce que l'on observe chez plusieurs Algues (Fucus) est exacte, l'apparence d'une méose polymitotique résultant simplement d'une préparation précoce des divisions chromatiques. Ainsi, lorsque chez un Animal on voit la succession :

Oogonie reçevant n chromosomes
Oocyte de 1er ordre reçevant $2\ n$ chromosomes
Oocyte de 2e ordre reçevant n chromosomes
Méose apparente
Oosphère reçevant $\frac{n}{2}$ chromosomes

on a en réalité :

Oogonie reçevant n chromosomes

Méose

Oocyte de 1er ordre recevant $\frac{n}{2}$ groupes quaternes résultant d'une division précoce.

Oocyte de 2e ordre recevant $\frac{n}{2}$ groupes binaires, encore pour le même motif.

Oosphère recevant $\frac{n}{2}$ chromosomes non divisés.

Ce sont donc la mitose de division de la méosporogonidie (cellule mère de tétraspores chez les Rhodophycées, cellule mère de spores chez les Bryophytes et les Ptérydophytes) et la mitose de division de la gamétogonidie (cellule mère de gamètes terminaux des orthophytes simples) qui doivent être considérées comme étant, déterminatrices du processus méotique.

4° Le proplastide hémichromatique est, soit un propagule, soit une méospore, soit un parthénogamète. Il reçoit $\frac{n}{2}$ chromosomes et donne $\frac{n}{2}$ chromosomes à chacun de ses deux noyaux fils.

5° Le proplastide gamétaire est ou bien un gamète terminal d'un orthophyte simple et par conséquent résultant d'une gamétogénèse qui comporte une méose (méogamète) ou bien un gamète terminal d'un gamétophyte et par conséquent résultant d'une gamétogénèse qui ne comporte pas de méose (améogamète). Dans les deux cas, le gamète reçoit sa chromatine en $\frac{n}{2}$ chromosomes et sa part dans les n chromosomes fournis à chacun des deux noyaux fils provenant de la division du noyau du zygote est la moitié de ce nombre, soit de $\frac{n}{2}$ chromosomes.

Propagules hémichromatiques

Dans le tableau qui précède nous avons fait figurer les propagules hémichromatiques des Bryophytes (propagule unicellulaire et initiale du propagule multicellulaire) parce que ce sont des proplastides de mérides.

Propagule unicellulaire du protonéma des Muscinées

Comme exemple de propagule unicellulaire hémichromatique on peut citer la cellule terminale d'une ramification du proto-

néma de certaines Muscinées, lorsque cette cellule est apte à se détacher et à se développer en un nouveau protonéma (Funaria hygrometrica, Leptobryum piriforme).

Initiale de propagule multicellulaire des Muscinées

Certaines Muscinées (Georgia pellucida, Aulacomnium androgynum) produisent, à l'extrémité de leur tige feuillée, c'est-à-dire là où se forment les initiales des anthéridies et des archégones, des initiales qui ne conduisent pas à une gamétogénèse mais simplement à une masse cellulaire hémichromatique, purement végétative, apte à se libérer et à se développer en une nouvelle tige feuillée. Ce propagule paraît être ainsi une formation qui serait similaire d'un archégone ou d'une anthéridie, mais qui n'aurait pas ajouté à l'hémichromatie les autres conditions nécessaires pour donner des gamètes et qui, pour ce motif, ne serait apte qu'à donner une plante hémichromatique identique à celle dont elle provient.

Propagules des Hépatiques

Les propagules des Hépatiques sont, elles aussi, des formations hémichromatiques purement végétatives, qui se détachent du thalle et se développent en thalles nouveaux.

L'initiale peut se détacher à l'état unicellulaire. De tels propagules unicellulaires se forment sur la face supérieure du thalle foliacé de Riccardia.

Le propagule peut subir une première division et se libérer sous forme bicellulaire.

Le plus souvent, comme, par exemple, chez le Marchantia polymorpha, les propagules poussent leur développement plus avant et se libèrent sous forme de petites masses multicellulaires qui ont la valeur d'un jeune méride. Dans ce cas, elles se développent dans l'intérieur d'une formation spéciale, plus ou moins comparable, à une corbeille.

Ces propagules multicellulaires des Hépatiques sont morphologiquement comparables aux propagules terminaux de la tige feuillée des Muscinées. Comme la corbeille est comparable à un chapeau gamétigène qui demeurerait très réduit, le propagule de Marchantia paraît être, aussi, une formation similaire d'un archégone ou d'une anthéridie, mais qui, privée d'une partie des conditions nécessaires à la différenciation sexuelle, demeurerait purement végétative et apte, seulement, à donner un thalle hémichromatique, identique à celui dont elle provient.

Library
N. C. State College

ALGUES DONT L'ORTHOPHYTE NE PRÉSENTE PAS L'ALTERNANCE SPOROPHYTO-GAMÉTOPHYTIQUE

Certains Végétaux ne présentent pas l'alternance sporophyto-gamétophytique de générations. Ils peuvent toutefois montrer éventuellement, à la suite d'une génération amphigonique holochromatique issue du zygote, une génération monogonique à ontogénèse hémichromatique issue d'un gamète facultativement parthénogénétique. C'est précisément dans une telle alternance, qui, de facultative, est devenue nécessaire, qu'il faut voir l'origine phylogénétique de la constitution sporophyto-gamétophytique des Végétaux supérieurs.

Les Phytoflagellates, les Volvocacées, l'Ulothrix, les Diatomées, les Bacillariacées, le Fucus sont dans ce cas.

PHYTOFLAGELLATE PRIMITIF

Le Phytoflagellate primitif présente probablement déjà un cycle évolutif débutant par l'état de zygote et se terminant par l'état de gamètes; mais il ne possède probablement pas encore l'aptitude à l'enkystement qu'il acquerra plus tard.

L'ontogénèse de son holophyte, schématisée sous une forme aussi simple que possible par la figure 1, p. 27, comprend :

1° L'état de zygote.

2° Une succession de stades du développement de ce zygote en individus monoplastidiens holochromatiques, stades correspondants aux 1re, 2e, 3e..... ne bipartitions. Chacun de ces stades comporte respectivement 2^1, 2^2, 2^3..... 2^n plastides, à moins que, par suite des circonstances, un certain nombre de plastides de quelques stades ne viennent à cesser définitivement leurs bipartitions.

3° La transformation successive, mais finalement totale, en isogamètes, des individus terminaux de chacune des ramifications de bipartition. Malgré l'apparence de l'isogamie, la transformation en isogamètes doit être considérée comme s'effectuant dans deux sens différents, complémentaires sous certains rapports et qui peuvent déjà être dénommés mâle et femelle. Cette transformation est consécutive à une méose. Elle est déterminée soit par une altération de la constitution chromatique du noyau,

due aux circonstances rencontrées et à l'épuisement résultant de la multiplicité des bipartitions, soit par d'autres causes. Les gamètes, en se conjuguant deux à deux en un zygote, édifient un plastide qui retrouve, avec une constitution très voisine de celle du zygote dont ils proviennent, l'aptitude à réaliser l'ontogénèse d'un nouvel holophyte.

Mais, si l'on en juge d'après ce que nous montrent les isogamètes de l'Ulothrix, forme qui aurait ainsi conservé un caractère ancestral, l'aptitude de l'isogamète à la conjugaison n'entraîne pas nécessairement la perte immédiate de l'aptitude à la bipartition. Il en résulte que les isogamètes qui ne trouvent pas à se conjuguer, ce qui doit arriver fréquemment, continuent à se diviser, par des mitoses hémichromatiques, jusqu'à ce qu'ils s'épuisent et meurent ou arrivent à prendre part à une conjugaison.

PHYTOFLAGELLATE A DÉVELOPPEMENT KYSTIQUE

Le Phytoflagellate primitif s'est compliqué par l'acquisition très importante au point de vue morphologique, de l'aptitude à s'enkyster et à se développer dans l'intérieur de ses enveloppes kystiques.

L'orthophyte de ce Phytoflagellate à développement kystique est schématisé par la figure 2, p. 29.

Le zygote s'enkyste et se développe, dans l'intérieur de ses enveloppes kystiques, en un groupe de minuscules Phytoflagellates qui constituent des zoospores. La direction des plans de division qui, à moins de modifications secondaires, sont normaux à la surface du kyste et non tangentiels, et la disposition pariétale qui en résulte pour les plastides néo-formés, font, de ce groupe de plastides, un méride phyto-blastéen. Ce méride présente, en effet, exactement la disposition que nous retrouverons dans la phyto-blastéa eudorinienne ainsi que chez l'Ulothrix, Il est composé de Phytoflagellates qui se trouvent répartis, au moins primitivement, en une seule assise pariétale sphéroïdale, qui présentent tous la même orientation par rapport à la surface de l'enveloppe kystique, qui finissent par être indépendants les uns des autres et qui deviennent, chacun, le proplastide d'un méride nouveau.

Tous les individus de cette phyto-blastéa se libèrent et chacun

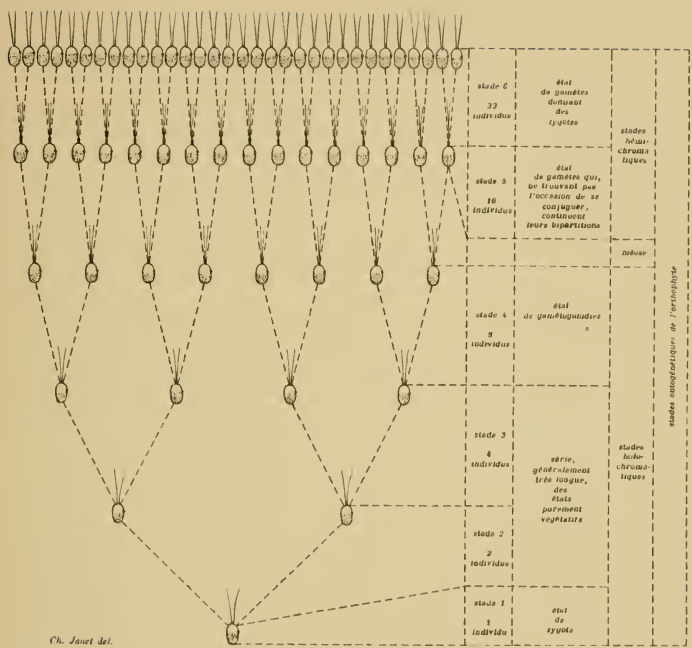


Fig. 1. — Schéma de l'ontogénèse de l'holophyte du Phytoflagellate primitif ne montrant pas encore le processus du développement dans l'intérieur d'enveloppes kystiques.

Ce schéma est établi dans les conditions les plus simples.

Le nombre total des bipartitions qui peut être très grand est réduit à 5; la méose est supposée survenir uniformément, dans toutes les ramifications, entre la 3e et la 4e bipartition; enfin, le nombre des bipartitions que subissent les gamètes avant de rencontrer l'occasion de se conjuger est supposé être uniformément de un.

d'eux, après avoir acquis sa taille définitive, devient le proplastide d'un essaim de Flagellates libres dont l'ensemble constitue un méride diffus.

Après un certain nombre de divisions, nombre qui varie considérablement avec les circonstances, les derniers individus de ce méride diffus s'enkystent. Chacun d'eux donne un nouveau méride phyto-blastéen eudorinien, enkysté, identique au précédent et dont tous les individus se libèrent et grossissent pour donner, chacun, un nouveau méride diffus.

De telles alternances d'un méride phyto-blastéen avec un méride diffus peuvent se renouveler un grand nombre de fois. L'ontogénèse de ces alternances est holochromatique.

Finalement, une dernière alternance, que l'on peut qualifier de gamétogonidienne, conduit à un méride diffus dont les derniers individus s'enkystent. Par une ontogénèse, dont la première mitose est méotique et dont les mitoses suivantes sont hémichromatiques, chacun de ces individus enkystés se développe en un méride phyto-blastéen uniquement composé d'isogamètes.

Malgré leur identité apparente, ces mérides isogamétaires sont probablement différenciés, comme cela semble avoir lieu pour les mérides isogamétaires de l'Ulothrix, d'après les observations de Dodel, les uns en mérides isogamétaires mâles, les autres en mérides isogamétaires femelles.

Si l'un de ces gamètes ne trouve pas l'occasion de se conjuguer avec un isogamète de sexe opposé, mais rencontre cependant des conditions favorables, il peut se développer parthénogénétiquement. A cela près que son développement commence, probablement, non pas par un méride phytoblastéen enkysté, mais par un méride diffus, cet isogamète parthénogénétique donne une succession d'alternances de mérides qui est une répétition, réduite ou allongée, de la succession des alternances de mérides issue du zygote. Mais, tandis que l'ensemble issu du zygote s'est développé par une ontogénèse holochromatique, l'ensemble issu de l'isogamète parthénogénétique se développe par une ontogénèse hémichromatique et l'on a ainsi une succession de deux générations dont la première est amphigonique, tandis que la seconde est monogonique parthénogénétique.

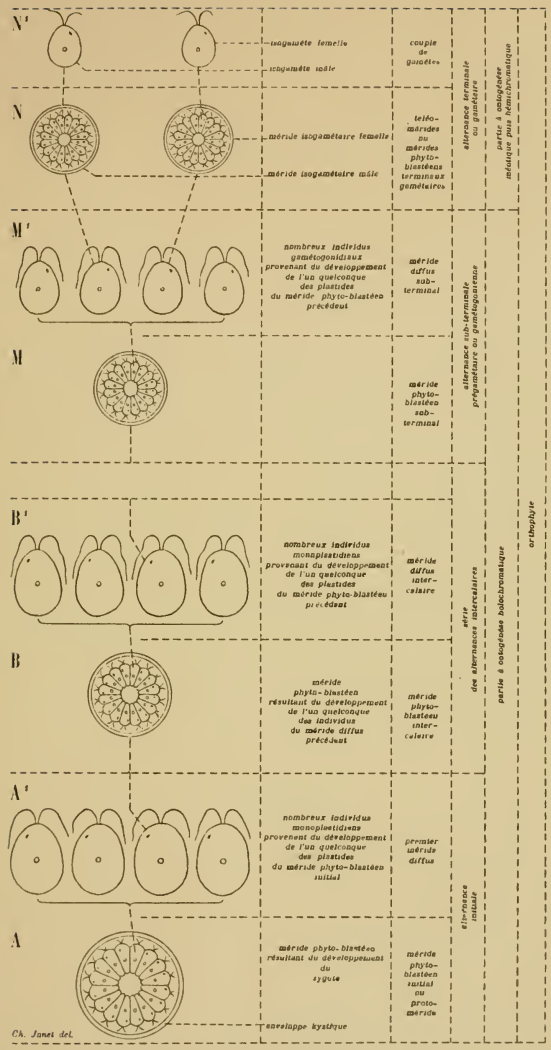


Fig. 2. — Schéma contenant l'orthophyte du Phytoflagellate qui a acquis la propriété de se développer, sous des enveloppes kystiques, sans divisions tangentielles, mais uniquement par des divisions radiaires édificatrices de la dispositon qui constitue la phyto-blastéa endorinienne. L'assimilation de la disposition en question à une phyto-blastéa résulte de l'arrangement initial, en une assise pariétale unistratifiée, de plastides, tous orientés de la même façon par rapport au monde extérieur. Elle n'est pas infirmée par le dérangement secondaire des plastides, dérangement qui peut n'être qu'un chiffonage de la nappe virtuelle devenue trop ample pour pouvoir demeurer appliquée, sans plissements, sur la paroi inextensible de l'étroit logement du proplastide.

EUDORINA ELEGANS

Phylogénèse

Le Phytoflagellate pourvu du processus de développement phyto-blastéen sous enveloppe kystique a donné, d'une part, le phylum en impasse du Gonium, de l'Eudorina et du Volvox et, d'autre part, le phylum de l'Ulothrix qui a conduit aux Algues supérieures et aux Cormophytes.

L'Eudorina dérive du Phytoflagellate à développement phyto-blastéen par :

1° Conservation du mode de développement phyto-blastéen ;

2° Maintien, in situ, par soudure de leurs membranes gélifiées, des plastides constitutifs de la phyto-blastéa ;

3° Suppression de la libération des plastides et de leur multiplication en un méride diffus ;

4° Développement des plastides, in situ, en phyto-blastéas qui ne se libèrent qu'après avoir accompli leur nombre définitif de bipartitions. Ce nombre est normalement de 5 bipartitions qui donnent 32 plastides.

L'Eudorina primitive était vraisemblablement isogamétaire. Le représentant actuel du genre, l'Eudorina elegans, est devenu hétérogamétaire. Les isogamètes mâles ont, seuls, conservé leur aspect ancestral, tandis que les isogamètes femelles, devenant immobiles, conservant, non réduits, les plasmorganes des individus gynogamétogonidiens dont ils proviennent, et emmagasinant des réserves, ont acquis des caractères apparents nouveaux.

Orthophyte

L'orthophyte de l'Eudorina est formé d'une succession de mérides phyto-blastéens dont chacun est composé de cellules qui restent d'abord soudées les unes aux autres par leurs membranes gélifiées, mais qui finissent par se développer, in situ, chacune en un nouveau méride identique à la phyto-blastéa dont elle provient.

Cette phyto-blastéa dépourvue de plastides ergasiaux est le type de ce que nous appellerons la phyto-blastéa eudorinienne. Le premier des trois termes qui composent cette dénomination est justifié par la nature des plastides constituants, plastides que

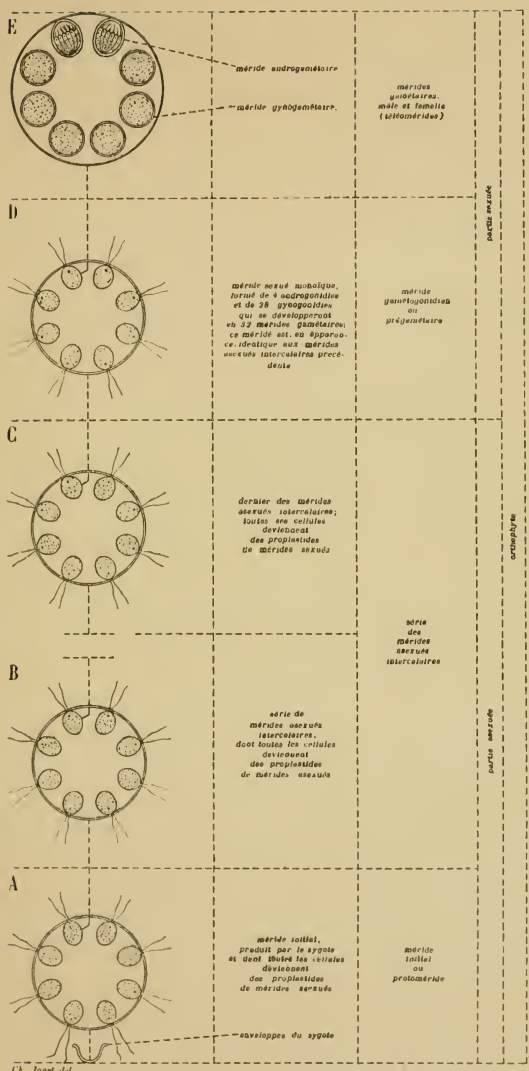


Fig. 3. — Eudorina elegans. Schéma de l'orthophyte

leur mode de nutrition phytique caractérise comme étant de nature végétale. Le second signifie que, dès leur apparition, les plastides se trouvent rangés en une strate sphérique, à une seule assise, exactement comme le sont les Zooflagellates dans la blastéa de Haeckel, forme qui, bien que n'étant plus représentée dans la faune actuelle, constitue certainement, comme le prouve l'ontogénèse d'un bon nombre d'Animaux, l'initium du phylum animal. Le troisième, enfin, signifie qu'ici, contrairement à ce que montre la phyto-blastéa volvocéenne, il n'y a pas de différenciation d'un certain nombre de plastides en ergasies.

L'orthophyte de l'Eudorina elegans (fig. 3, p. 31) comprend la série suivante de mérides dont les premiers sont asexués et les derniers sexués :

Mérides asexués (fig. 3, A, B, C).

1. Un méride initial ou protoméride. Il est produit par le zygote et toutes ses cellules deviennent des agamètes, proplastides de mérides intercalaires asexués.

2. Une longue série de mérides intercalaires asexués, dont chacun est produit par un agamète et se résout en nouveaux agamètes qui se développent encore en mérides intercalaires asexués.

3. Un dernier méride intercalaire, encore asexué, produit par un agamète et producteur d'agamètes qui, eux, se développent en mérides prégamétaires ou gamétogonidiens.

Mérides sexués (fig. 3, C, D).

4. Un méride prégamétaire ou gamétogonidien produit par un agamète et producteur d'androgonidies et de gynogonidies qui ne diffèrent pas, au moins en apparence, des agamètes produits par les mérides précédents.

5. Un couple de mérides gamétaires, à ontogénèse débutant certainement par une méose, à savoir :

5 *a)* Un méride androgamétaire qui est produit par une androgonidie et qui est composé d'androgamètes.

5 *b)* Un méride gynogamétaire, qui est produit par une gynogonidie et qui, sous la forme d'une oosphère simple, doit être considéré comme un véritable méride.

Ontogénèse

L'ontogénèse de l'orthophyte est la succession des ontogénèses de chacun des mérides dont il est composé.

Dans la figure 3, qui schématise l'orthophyte, tous les mérides sont représentés comme étant parvenus au terme de leur ontogénèse et se trouvant sur le point de s'évanouir par suite du développement de chacun de leurs plastides constitutifs en un méride nouveau. Examinons maintenant comment s'effectue le développement des divers mérides constitutifs de l'orthophyte (fig. 4, p. 34-35).

Prolméride

Comme celui du Phytoflagellate apte à s'enkyster, le zygote de l'Eudorina elegans subit une série de bipartitions productrices d'une phyto-blastéa

Cette dernière est composée de plastides ayant la même structure que les Phytoflagellates Chlamydomonadines libres. Comme eux, ils possèdent deux flagellums et un chromatophore chlorophyllien pourvu d'un stigma rouge.

Mais, chez les Phytoflagellates, les plastides de la phyto-blastéa se séparent les uns des autres et se disséminent pour se multiplier à l'état libre tandis que, chez l'Eudorina, ce stade de méride diffus ne se réalise plus.

Le zygote (fig. 4, A) se divise en deux, puis en quatre plastides, ce qui donne la disposition tétraplastidienne tabulaire B (plakéa à 5 plasmonèmes). Trois nouvelles bipartitions successives portent le nombre des plastides à huit, puis à seize et, enfin, à trente-deux (phyto-blastéa, fig. C.).

Ce qui se passe, ici, est morphologiquement identique à ce qui se passe, chez le Phytoflagellate, sous l'enveloppe kystique. Mais, chez le Phytoflagellate cette enveloppe inextensible demeure intacte pendant toute la durée des bipartitions et chacune de ces dernières transforme chaque plastide en deux plastides fils, dont chacun a un volume réduit au demi de celui dont il provient, et qui n'ont pas la possibilité de grossir avant leur libération. L'Eudorina, au contraire, fait éclater l'enveloppe kystique qui entoure son œuf et ne conserve qu'une enveloppe gélifiable dans ses strates internes, qui, par son extensibilité, permet aux plastides de commencer à grossir après chaque bipartition.

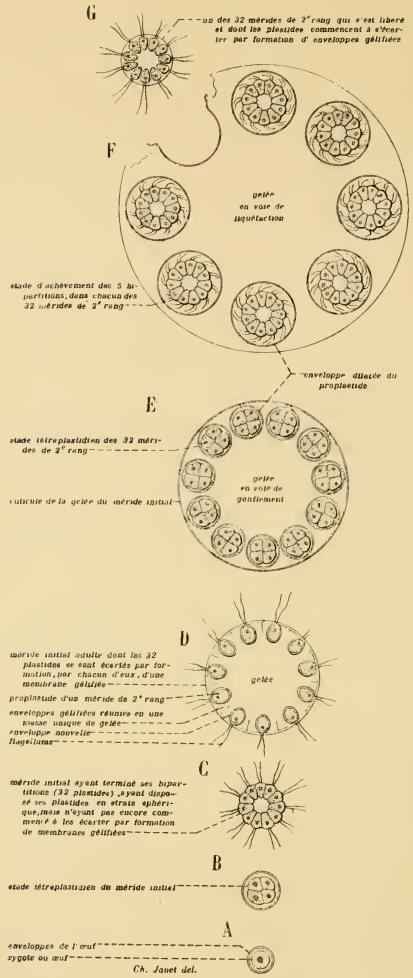


Fig. 4. — Eudorina elegans. Schéma de l'ontogénèse de l'orthophyte

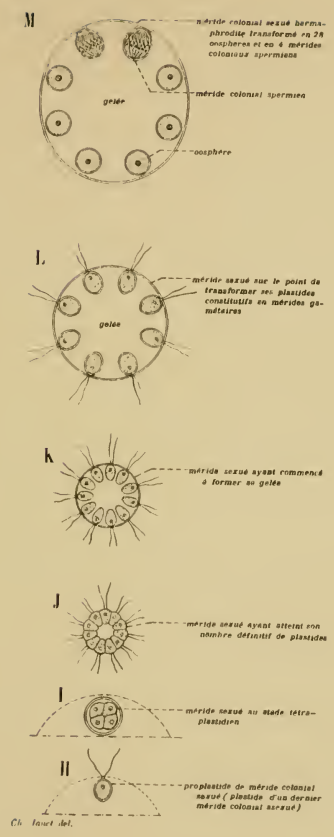

M
méride colonial sexué hermaphrodite transformé en 28 oospheres et en 4 mérides coloniaux spermiens
gelée
méride colonial spermien
oosphère
L
méride sexué sur le point de transformer ses plastides constitutifs en mérides gamétaires
gelée
K
méride sexué ayant commencé à former sa gelée
J
méride sexué ayant atteint son nombre définitif de plastides
I
méride sexué au stade tétraplastidien
H
proplastide de méride colonial sexué (plastide d'un dernier méride colonial sexué)
Ch. Jawet del.

Fig. 4. — (Suite)

Dès que le nombre, définitif pour le méride, de trente-deux plastides est atteint, chacun de ces plastides émet deux flagellums, et produit une enveloppe stratifiée, gélifiable, qui demeure soudée, dès son apparition, aux enveloppes formées par les plastides voisins. Cette enveloppe comprend, du côté extérieur du méride, une cuticule dans laquelle les flagellums se réservent des pores de passage. Cette cuticule individuelle devient un élément d'une cuticule générale protectrice de l'ensemble colonial des 32 individus. La membrane qui s'est formée au début du développement du zygote et qui a entouré les plastides au cours des cinq bipartitions, ne tarde pas à se dissoudre et à laisser aux flagellums la liberté de leurs mouvements. Quant à la membrane propre à chacun des 32 plastides, elle s'accroît et se gélifie de plus en plus et il en résulte que, tout en restant disposés suivant une nappe, à la périphérie d'une masse ovoïde de gelée, ces plastides se trouvent de plus en plus écartés les uns des autres (fig. 4, D).

Mérides intercalaires

Tous les plastides du protoméride (fig. 4, D) deviennent des proplastides de nouveaux mérides. Leur développement s'effectue, in situ, dans l'intérieur d'une membrane, qui n'est autre chose que la membrane proplastidienne, et suit une marche qui est la répétition de l'ontogénèse du protoméride.

La figure 4, E montre le stade tétraplastidien de ce développement. La figure 4, F représente les jeunes mérides phyto-blastéens avec leur nombre définitif de trente-deux plastides encore serrés les uns contre les autres.

Ces jeunes mérides phyto-blastéens ont précocement émis leurs flagellums et ne tardent pas à se mettre en rotation, dans l'intérieur de leur enveloppe qui s'est fortement dilatée par un appel endosmotique d'eau. Bientôt, cette enveloppe se déchire dans la gelée, en liquéfaction, du méride maternel et le jeune individu libéré nage et s'éloigne (fig. 4, G).

Chacun des trente-deux plastides constitutifs de ce jeune individu s'entoure d'une enveloppe qui se gélifie progressivement et ce sont, ici encore, les progrès de cette gélification qui produisent l'écartement des plastides.

De même que ceux du protoméride, tous les plastides de ce premier méride intercalaire asexué, se comportant comme de

véritables agamètes, deviennent les proplastides de nouveaux mérides intercalaires asexués. Par répétition des mêmes faits, il se produit une série de mérides semblables, série dont la longueur varie suivant les circonstances.

Mérides gamétogonidiens

Les derniers agamètes (fig. 4, H), en lesquelles se résout le dernier méride intercalaire asexué, donnent des mérides encore semblables aux précédents (fig. 4, L) mais qui doivent être considérés comme sexués (mérides prégamétaires ou gamétogonidiens). En effet, ils se résolvent en agamètes qui, bien qu'en apparence identiques aux agamètes produits par les mérides intercalaires précédents, sont, en réalité, prédéterminées comme proplastides androgènes (androgonidies) ou proplastides gynécogènes (gynogonidies).

Les figures 4 H à L schématisent le développement de l'un des derniers agamètes. Les figures H, I, J, représentent les stades proplastidien, tétraplastidien, et phyto-blastéen compact. La figure K représente le méride phyto-blastéen en train d'écarter ses plastides. La figure L le montre parvenu au terme de son développement et ayant transformé ses trente-deux plastides en trente-deux agamètes qui, bien qu'en apparence semblables aux agamètes des stades précédents, ont la valeur morphologique de trente-deux gamétogonidies. Dans l'Eudorina monoïque du type décrit par Carter (1859), ces trente-deux gamétogonidies consistent en quatre androgonidies et vingt-huit gynogonidies.

Mérides gamétaires

Dans le type de Carter, ces trente-deux gamétogonidies se développent in situ, en quatre mérides androgamétaires, consistant chacun en un faisceau de spermatozoïdes et vingt-huit mérides gynogamétaires.

Les spermatozoïdes sont les répliques ontogénétiques de l'état d'individu libre, isogamétaire, mâle, apte à se conjuguer, du Phytoflagellate primitif ancestral. Ce sont de petits Phytoflagellates très allongés, pourvus d'un chromatophore jaunâtre et d'un stigma rouge.

L'Eudorina primitive était très probablement isogame. Son androgamète et son gynogamète étaient, l'un comme l'autre, de véritables Phytoflagellates mobiles. Seul, l'androgamète nous a

conservé, jusqu'à l'Eudorina actuelle une représentation fidèle de cette forme ancestrale, parce que son rôle ne l'a pas conduit à subir des adaptations capables de la masquer.

L'oosphère est plus riche en chlorophylle, et par conséquent plus foncée, que l'agamète. Elle est aussi mieux pourvue de réserves nutritives.

En se chargeant de volutine et de matériaux amylacés, en rendant abortifs et conservant, comme nucléine de réserve, tous les noyaux provenant des bipartitions de la gynogonidie, sauf un qui demeure central et devient le noyau de l'oosphère, en hypertrophiant, pour ainsi dire, son endoplasme et son chromatophore, le gynogamète s'est tellement alourdi que, de Flagellate agile, il est devenu un plastide volumineux et sédentaire.

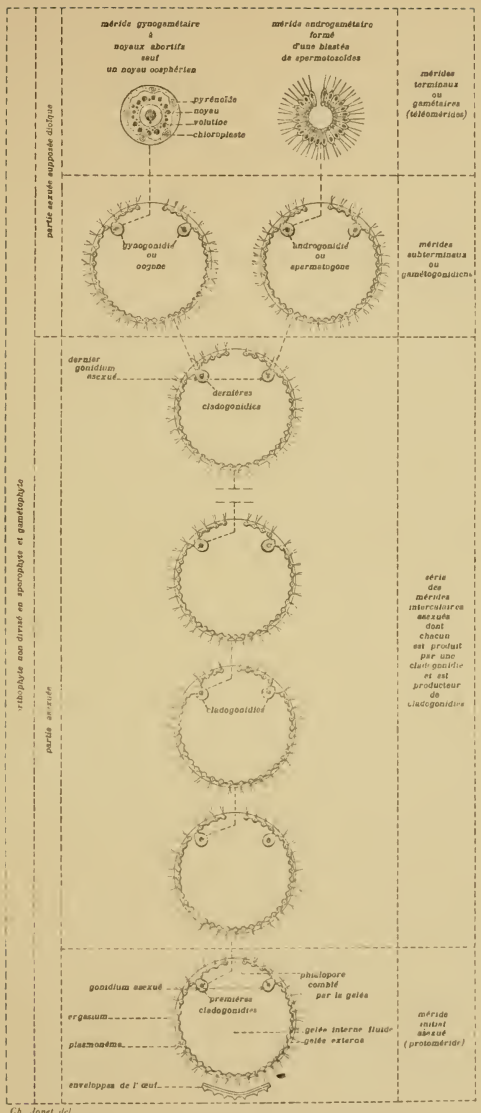
C'est, d'ailleurs, un fait biologique assez général que la fonction mâle ne montre qu'avec une ampleur bien plus restreinte que ne le fait la fonction femelle, les transformations phylogénétiques qui différencient les espèces. C'est ainsi, pour n'en citer qu'un exemple, qu'un bon nombre d'espèces de Fourmis, nettement caractérisées par des particularités de la forme femelle, sont presque complètement indistinctes dans la forme mâle.

La gamie donne un zygote qui s'entoure d'enveloppes kystiques, protectrices contre les actions mécaniques et osmotiques, et de substances rouges qui le défendent contre les radiations lumineuses normalement excitantes. Il se trouve ainsi en mesure d'entrer, en toute sécurité, dans une période de repos, qui dure jusqu'au retour, plus ou moins tardif, des conditions auxquelles son développement est adapté.

Holophyte

L'holophyte de l'Eudorina est l'ensemble, réparti dans un nombre immense de mérides phyto-blastéens, de toute la masse protoplasmique qui représente le développement du zygote jusqu'au moment où, cette masse s'étant totalement transformée en gamètes, l'holophyte considéré s'est évanoui pour faire place à des holophytes nouveaux.

Chaque méride donnant trente-deux agamètes et, par conséquent, trente-deux mérides nouveaux, il en résulte que si tous les mérides rencontrent les conditions nécessaires et suffisantes à leur développement, leur nombre s'accroît avec une rapidité



Ch. Jonet del

Fig 5 — Volvox globator. Schéma de l'orthophyte

extraordinaire. Au septième méride de l'orthophyte correspond, en effet, plus d'un milliard de mérides dans l'holophyte.

VOLVOX

Proplastide et Méride

Aucun Etre ne donne, mieux que le Volvox, une représentation précise de ce que nous appelons, ici, proplastide et méride (fig. 5, p. 39).

Tout plastide qui donne, ou contribue, par gamie, à donner un ensemble de plastides, apte à mener une existence indépendante ou représentatif d'un ensemble ancestral qui menait une telle existence, est un proplastide. Le zygote, la cladogonidie, la gamétogonide (androgonidie et gynogonidie), le gamète (androgamète et gynogamète) du Volvox sont des proplastides.

Le méride est l'ensemble multicellulaire qui est produit par un proplastide et qui est producteur de nouveaux proplastides aptes à se développer en nouveaux mérides. Le proplastide est ainsi l'état monoplastidien du méride. Chez le Volvox, l'individu se trouve être un méride typique.

Ergasium et Gonidium

Les plastides constitutifs du méride volvocéen sont de deux sortes :

Les uns, qui sont entraînés, si avant, dans la voie fonctionnelle qu'ils s'y épuisent, sont, en conséquence, inéluctablement condamnés à périr. On peut les appeler plastides ergasiaux ou, simplement ergasies. L'ensemble des ergasies du méride constitue son ergasium. On peut aussi, comme on le fait habituellement et comme nous l'avons fait dans un précédent travail (J. 1912[3], p. 21), leur donner la dénomination, empruntée au langage zoologique, de plastides somatiques, et appeler leur ensemble soma. Mais cette dénomination n'est pas sans présenter quelques inconvénients, à cause de la différence de constitution qui existe entre le soma végétal, ainsi défini, et le soma animal.

Les autres plastides du méride, tels que les cladogonidies et les gamétogonidies, sont, dès leur apparition, si bien mis à l'abri de toute adaptation fonctionnelle épuisante, que leur protoplasme demeure intact et, en conséquence, éventuellement impérissable. Ils constituent les gonidies. L'ensemble des gonidies d'un

méride constitue son gonidium. On pourrait aussi appeler cet ensemble le germen, mais, en réalité, le germen végétal, ainsi défini, et le germen de l'Animal n'ont pas une constitution morphologique homologue.

Le méride s'évanouit par la mort de son ergasium et la transformation de son gonidium en mérides nouveaux.

Gonidies

Les gonidies du Volvox sont de trois sortes, à savoir : les cladogonidies, les gamétogonidies, les gamètes (fig. 5).

Les cladogonidies sont des gonidies agamètes asexuées se développant in situ et en connexion protoplasmique avec le méride qui les a produites.

La dénomination de parthénogonidies, qu'on leur donne généralement, ne peut pas être conservée, car elles n'ont aucun rapport avec la parthénogénèse. Elles sont produites par le méride initial et par les mérides intercalaires. Elles constituent les proplastides des mérides intercalaires asexués, sauf les dernières qui sont les proplastides des mérides sexués gamétogonidiens.

Les gamétogonidies ou cellules mères de gamètes (androgonidies, gynogonidies) sont des gonidies agamètes mais sexuées, car elles sont déterminées comme ne pouvant plus conduire qu'à des gamètes d'un seul des deux sexes. Produites par les mérides gamétogonidiens elles deviennent les proplastides des mérides gamétaires.

Les gamètes, à savoir les androgamètes ou spermatozoïdes et les gynogamètes ou oosphères, sont les états d'individus monoplastidiens en lesquels se résolvent les mérides gamétaires qui sont les mérides terminaux (téléomérides) de l'orthophyte.

Chez le Volvox, comme chez l'Eudorina, les androgamètes ne sont plus, et les gynogamètes ne sont que très exceptionnellement, aptes à se développer parthénogénétiquement. La gamie donne un zygote qui s'entoure d'une double enveloppe kystique et hiverne. Au printemps, le zygote fait éclater son kyste et se développe.

Catégories de Mérides

D'après la nature de leurs plastides constituants, les mérides en général et, en particulier, ceux du Volvox, peuvent être classés en trois catégories. Ce sont :

1° Le méride ergasio-gonidien qui comprend un ergasium et un gonidium. Le Volvox en fournit comme exemple : son méride initial, ses mérides intercalaires asexués et ses mérides gamétogonidiens.

2° Le méride ergasial qui, formé uniquement d'un ergasium et dépourvu de gonidium, est condamné à mourir sans postérité. Le méride du Volvox peut être, exceptionnellement, dans ce cas.

3° Le méride gonidien ou anergasial, qui est formé uniquement d'un gonidium, c'est-à-dire uniquement de plastides dont chacun est apte à se développer en un nouveau méride. Tous les mérides de l'Eudorina en sont des exemples.

Orthophyte

L'orthophyte du Volvox comprend (fig. 5) :

1° Produit par le zygote et producteur de cladogonidies, le méride initial ou protoméride.

2° Produits par des cladogonidies et producteurs de nouvelles cladogonidies, des mérides intercalaires asexués qui forment une longue série.

3° Produit par une cladogonidie et producteur de gamétogonidies, un méride sexué monoïque, ou, produit par deux cladogonidies, un couple de mérides sexués dioïques.

4° Produit par deux gamétogonidies et producteur de gamètes, un couple de mérides gamétaires à savoir :

a) Un méride gynogamétaire, qui est produit par une gynogonidie et qui se transforme en une oosphère unique.

b) Un méride androgamétaire produit par une androgonidie et uniquement producteur de spermatozoïdes dont le nombre varie suivant les circonstances rencontrées.

L'orthophyte du Volvox est un orthophyte simple, c'est-à-dire non composé d'un sporophyte et d'un gamétophyte. Les mérides issus du zygote et ceux issus des cladogonidies, ont très probablement une ontogénèse holochromatique et c'est vraisemblablement dans la première mitose de l'ontogénèse des mérides gamétaires terminaux, issus de l'androgonidie et de la gynogonidie, que se réalise la méose.

L'ontogénèse du méride androgamétaire, méride qui, chez le Volvox aureus, présente soit la disposition tabulaire, soit la disposition sphérique (phialéa à phialopore étroit), comprend

un nombre très variable de bipartitions, bipartitions dont la première est probablement méotique, tandis que les suivantes seraient hémichromatiques.

DIATOMÉES

Chez les Diatomées, l'orthophyte ne se divise probablement pas non plus en un sporophyte et un gamétophyte. Chez le Surirella, Karsten (1900) a constaté que, dans chacune des deux cellules en copulation, il y a deux mitoses, donnant quatre noyaux. C'est probablement une gamétogénèse accompagnée de méose. Des quatre noyaux gamétaires contenus dans chacune des deux cellules, un seul grossit aux dépens des trois autres qui régressent. Lorsqu'ils ont atteint leur grosseur définitive, les noyaux en présence, l'androgamétaire et le gynogamétaire, fusionnent en un noyau zygotaire.

RHABDONEMA

Chez le Rhabdonema gibba (Klebahn, 1896), il y a, avant la copulation, formation de quatre noyaux dont deux grossissent aux dépens des deux autres. C'est une gamétogénèse formatrice de quatre noyaux gamétaires dont deux sont persistants tandis que les deux autres sont abortifs. Chacun des noyaux gamétaires reçoit sa chromatine en quatre chromosomes, tandis que les mitoses des cellules végétatives en montrent un plus grand nombre. On a ainsi un orthophyte dont l'ontogénèse comporte une gamétogénèse méotique terminale, en sorte qu'il ne peut être question, ici non plus, d'une division de l'orthophyte en un sporophyte et un gamétophyte.

FUCUS

Strasbürger (1897), et avec lui, Yamanouchi (1909, p. 189), admettent que le cycle évolutif du Fucus comporte une génération alternante. Pour moi, au contraire, les résultats obtenus par ces éminents botanistes doivent être interprétés comme caractérisant un orthophyte simple, c'est-à-dire totalement dépourvu, comme celui du Volvox, de cette alternance sporophyto-gamétophytique de générations qui se manifeste si nettement, d'après les travaux de Yamanouchi (1909) et de Svedelius (1911) chez les Rhodophycées à tétraspores.

Les recherches de Farmer et Williams (1896) celles de Strasbürger (1897) et, surtout, celles de Yamanouchi (1909) ont fait connaître la place ou s'intercale la méose dans le cycle évolutif du Fucus.

Les observations de Yamanouchi que nous allons résumer ont porté sur le Fucus vesiculosus.

A la fin de mars et au commencement d'avril, les échantillons de cette espèce dioïque, recueillis une heure ou deux après qu'ils ont été recouverts par la marée montante, montrent un grand nombre de mitoses.

Mitoses des cellules du thalle

Les cellules végétatives du thalle, aussi bien chez la plante mâle que chez la plante femelle, se multiplient par des mitoses du type normal.

A la prophase le réticulum chromatique du noyau sortant de son état de repos montre des nœuds qui grossissent de plus en plus et s'individualisent en 64 chromosomes qui se disposent en une plaque équatoriale. Sur chacun des deux pôles du noyau le cytoplasme périnucléaire se différencie en une masse kinoplasmique. A la fin de la prophase, un centrosome polaire apparaît, dans chacune des deux masses kinoplasmiques, au contact de la membrane nucléaire. Les fibres rayonnantes, qui constituent l'aster autour de chacun des centrosomes, se forment d'abord à l'extérieur du noyau, mais, bientôt, sans doute parce que les régions polaires de la membrane nucléaire ne s'opposent pas à leur extension, elles apparaissent aussi dans l'intérieur de la cavité nucléaire.

Les 64 chromosomes de la plaque équatoriale se fendent chacun en deux ce qui donne deux plaques composées, elles aussi, chacune de 64 chromosomes qui se portent respectivement vers les deux pôles (métaphase).

Aussitôt qu'elle est arrivée au pôle qui l'attire, la plaque de 64 chromosomes, s'agrège en une masse sphérique, puis se vacuolise, s'entoure d'une membrane nucléaire et donne, ainsi, un nouveau noyau. Pendant que ce processus s'accomplit, la membrane nucléaire du noyau maternel se dissout, et les centrosomes s'évanouissent (anaphase).

Mitoses de la cellule mère de spermatozoïdes

L'organe producteur des spermatozoïdes résulte du développement d'une cellule pariétale d'un conceptacle mâle.

Cette cellule s'accroît, proémine, puis se divise en une cellule podale et une cellule mère de spermatozoïdes.

La cellule podale demeurant apte à se diviser encore un grand nombre de fois et à donner de nouvelles cellules podales et de nouvelles cellules mères de spermatozoïdes, il en résulte un ensemble multiramifiée, porteur de nombreuses cellules mères terminales.

Première mitose (mitose méotique)

La cellule mère de spermatozoïdes s'allonge. Son noyau prend une polarité, par l'apparition de kinoplasme sur deux points opposés de la surface de sa membrane. En même temps, le réticulum chromatique, jusque-là délicat et déchiqueté, se condense en cordons relativement gros, qui se portent à la périphérie du noyau. Ils se groupent en un point ou, quelquefois, en deux points opposés de la face interne de la membrane nucléaire, ces points étant situés au droit de l'une ou des deux condensations kinoplasmiques extérieures. C'est le stade de synapsis. D'après ce que Yamanouchi à vu, ici et dans la mitose hétérotypique de l'oogone ou cellule mère d'oosphères, on peut supposer que ce cordon est continu. Il est replié en une sorte de sinusoïde que l'on aurait reserrée sur elle-même de manière à former un faisceau ou bouquet de 64 brins qui constituent, deux à deux, 32 boucles égales entre elles. Chacune des ces boucles est, d'un côté, fixée à la membrane nucléaire et, de l'autre, libre dans la cavité nucléaire. Ensuite, chacune des 32 boucles, accolant intimement ses deux branches, se séparant de ses voisines par une coupure, et se détachant de la membrane nucléaire, devient un chromosome bivalent qui prend peu à peu une forme arrondie .

A la fin de cet état de prophase, un premier centrosome apparait dans l'une des accumulations kinoplasmiques polaires, le deuxième ne devant apparaître que plus tard. Les filaments rayonnants et ceux du fuseau deviennent bien visibles et les 32 chromosomes bivalents, attachés aux filaments du fuseau, se rangent en une plaque équatoriale.

Cette plaque équatoriale de 32 chromosomes bivalents se divise en deux plaques para-équatoriales de 32 chromosomes

monovalents. Ces deux plaques se portent aux pôles et s'y aggrègent en nouveaux noyaux. Le fuseau central disparait et, à la fin de la télophase, on ne voit plus de centrosomes.

Deuxième mitose

Les deux noyaux résultant de la mitose méotique ne demeurent en repos que pendant un temps très court. Le réticulum se transforme en 32 chromosomes, puis deux centrosomes apparaissent, l'un après l'autre. Les fibres achromatiques se dessinent en connexion avec les centrosomes et donnent une figure mitotique intranucléaire. A l'anaphase, on retrouve dans les plaques polaires le nombre de 32 chromosomes. Le processus mitotique est simultané pour les deux noyaux. Il donne quatre noyaux qui sont, pendant un temps assez court, réunis deux à deux par des fibrilles cytoplasmiques. C'est une mitose typique, mais non suivie de cloisonnement intercellulaire.

Troisième, quatrième et cinquième mitoses

Les 3e, 4e et 5e mitoses sont conservatrices du nombre de 32 chromosomes et donnent respectivement 8, 16 et 32 noyaux.

Chacune d'elles est précédée d'un très court repos. Le processus mitotique est simultané pour tous les noyaux. Les centrosomes qui étaient très apparents dans la première mitose le deviennent de moins en moins dans les mitoses suivantes. C'est seulement après la 5e mitose, c'est-à-dire au stade de 32 noyaux, que le cytoplasme se cloisonne, donnant ainsi 32 cellules.

Sixième ou dernière mitose

Par une dernière mitose, encore conservatrice du nombre hémichromatique de 32 chromosomes, le nombre des noyaux passe à 64. Cette mitose se terminant par un cloisonnement, la cellule mère se trouve divisée en 64 cellules ayant chacune la valeur d'une spermatide, c'est-à-dire d'une cellule qui, par une modification de son noyau et de son cytoplasme, et par l'émission d'une paire de flagellums se transforme en un spermatozoïde.

Mitoses de la cellule mère des oosphères

L'organe producteur de l'oosphère résulte du développement d'une cellule pariétale d'un conceptacle femelle. Cette cellule s'accoît, devient saillante dans la cavité du conceptacle et se

divise en une cellule podale et un oogone ou cellule mère d'oosphères.

Première mitose (mitose méotique)

Le cytoplasme de l'oogone présente une structure alvéolaire et contient des corpuscules de nature variée.

Le noyau quiescent ne montre aucun indice de polarité. Il est limité par une mince membrane nucléaire et contient un délicat réticulum de chromatine accompagné d'un ou deux gros nucléoles.

Le réticulum à fins trabécules se condense en cordons plus massifs qui, d'abord ramifiés, ne tardent pas à devenir simples et à se réunir. En même temps ils se portent à la périphérie et se massent contre un point de la paroi interne de la membrane nucléaire (synapsis). Au droit de ce point on voit apparaître, sur la paroi externe du noyau, une accumulation de kinoplasme.

La chromatine se dispose en un cordon replié sur lui-même en un bouquet de 64 brins formant 32 boucles. Chacune des 32 boucles s'attache à la membrane nucléaire par une de ses extrémités, en face de l'accumulation kinoplasmique, tandis que son autre extrémité s'étend librement vers le centre de la cavité nucléaire.

Un premier centrosome se différencie dans l'accumulation kinoplasmique et s'entoure d'un aster.

Chaque boucle du cordon en synapsis accole intimement, l'une à l'autre, ses deux branches et rompt, à la fois, sa continuité avec les deux boucles voisines et sa liaison avec la membrane nucléaire. Les 32 boucles se transforment ainsi en 32 chromosomes bivalents qui se distribuent dans la cavité nucléaire.

C'est alors que l'on voit apparaître, tardivement et tout à fait indépendamment du premier, un deuxième centrosome.

Les filaments du fuseau se développent autour des chromosomes. Grâce au peu de résistance des régions polaires de la membrane nucléaire, qui demeure cependant bien nette, ces filaments s'étendent dans l'intérieur du noyau. Bien qu'il devienne ainsi intranucléaire, le fuseau semble être, par conséquent, d'origine extranucléaire.

A la fin de la prophase, les 32 chromosomes bivalents sont disposés en une plaque équatoriale. Par un dédoublement qui résulte de la séparation des deux parties constituantes des chro-

mosomes doubles, la plaque équatoriale de 32 chromosomes bivalents se divise en deux plaques de 32 chromosomes monovalents et chacune de ces deux plaques est entraînée vers l'un des pôles.

A l'anaphase, les chromosomes arrivant aux deux pôles ont la forme de bâtonnets droits qui, le prélude de la deuxième mitose étant retardé chez le Fucus, ne présentent encore aucun indice de leur prochaine division. Ce retard n'est, en réalité, que la conservation du processus primitif.

Deuxième et troisième (dernière) mitose

La deuxième mitose survient après un court repos. La transformation du réticulum de chromatine en chromosomes et l'apparition des centrosomes se réalisent simultanément pour les 2 noyaux, comme dans une mitose ordinaire. Il y a conservation du nombre hémichromatique de 32 chromosomes monovalents.

Les quatre noyaux se montrent, pendant un certain temps, réunis deux à deux par des filaments cytoplasmiques présentant le même aspect que les filaments qui, à la télophase précédente, unissaient les deux plaques polaires.

Ces quatre noyaux demeurent en repos dans la région centrale de l'oogone pendant que ce dernier, par une active croissance, acquiert, avant la troisième mitose, son volume définitif.

La troisième et dernière mitose est, comme la précédente, conservatrice du nombre hémichromatique de 32 chromosomes. Elle a été étudiée et décrite en détail par Farmer et William (1896, 1898) et par Strasbürger (1897).

Mitoses du développement du zygote

Le processus de la fécondation et le début du développement du zygote ont été décrits par Farmer et Williams (1896), Strasbürger (1897), et Yamanouchi (1909). Le noyau quiescent ne montre aucune polarité. Le cytoplasme alvéolaire et les diverses formations qu'il contient présentent une disposition radiaire autour du noyau .

Au point où le noyau du spermatozoïde est venu s'appliquer sur la membrane nucléaire et l'a perforée pour pénétrer dans le noyau de l'oosphère, on voit apparaître une accumulation de kinoplasme qui s'entoure d'un aster et qui contient, au contact de la membrane nucléaire, le deuxième des deux chromosomes.

On voit ainsi que l'oosphère ne fournit qu'un seul centrosome. Le second apparaissant immédiatement après la pénétration du noyau du spermatozoïde dans le noyau de l'oosphère, on doit admettre, avec Strasbürger, ce qui est confirmé par les cas de polyspermie observés par Yamanouchi, que le deuxième centrosome, et les autres en cas de polyspermie, sont apportés dans l'oosphère par le ou les spermatozoïdes.

La chromatine de l'oosphère et celle apportée par le spermatozoïde se réunissent intimement au point de ne plus pouvoir être distinguées dans le réticulum du noyau de fusion. Les mitoses du zygote sont conservatrices du nombre holochromatique de 64 chromosomes.

Polyspermie

Yamanouchi (1909, p. 185) a observé des cas bien nets de polyspermie.

Dans le cas, normal, de la monospermie, l'oosphère fournit un centrosome d'apparition précoce et le spermatozoïde en apporte ensuite un deuxième. La prophase prépare 64 chromosomes. Ces derniers se dédoublent en deux groupes de 64 chromosomes que les deux cônes ou demi fuseaux de la figure mitotique entraînent, respectivement, l'un, vers le centrosome mâle, l'autre, vers le centrosome femelle.

Dans le cas de bispermie, il y a 1 centrosome femelle et 2 centrosomes mâles. Le fuseau mitotique est, en conséquence, tripolaire, c'est-à-dire formé de trois cônes conducteurs. Chaque cône recevant encore 64 chromosomes, il en faut 3×64 pour les trois cônes. La prophase doit donc en préparer $\frac{3 \times 64}{2} = 96$.

Dans le cas de trispermie, il y a 1 centrosome femelle et 3 centrosomes mâles. Les 4 centrosomes étant disposés comme les sommets d'un tétraèdre, le fuseau simple est remplacé par un ensemble de 6 fuseaux dont chacun correspond à l'une des six arêtes du tétraèdre. Cela fait 12 cônes conducteurs. Chaque noyau fille reçoit encore 64 chromosomes qui lui sont apportés par ses trois cônes en trois lots composés respectivement de 21, 21 et 22, soit, ensemble, de 64 chromosomes. Pour cette distribution de chromosomes aux quatre noyaux qui en reçoivent, chacun, 64, la prophase prépare $\frac{4 \times 64}{2} = 128$ chromosomes qui se divisent en deux.

Comme nous l'avons dit ci-dessus, pour Strasbürger (1906), et pour Yamanouchi (1909), le cycle évolutif du Fucus comporte une alternance sporophyto-gamétophytique de générations. Toutes les mitoses qui s'effectuent depuis le zygote jusqu'à la première mitose de l'oogone ou de l'anthéridie étant holochromatiques, caractérisent une génération sporophytique. La première mitose de l'oogone ou de l'anthéridie est la mitose réductrice. Toutes les mitoses ultérieures (au nombre de deux pour l'oogone et de cinq pour l'anthéridie) étant hémichromatiques caractérisent une génération gamétophytique.

Ainsi que nous le verrons plus loin, cette interprétation ne paraît pas être conforme à l'évolution phylogénétique et il est bien probable que l'orthophyte du Fucus doit être considéré comme étant, en réalité, un orthophyte simple, c'est-à-dire, dépourvu de l'alternance sporophyto-gamétophytique de générations. L'orthophyte du Fucus se comporte exactement comme celui du Volvox. Il ne comprend pas la réunion d'une génération amphigonique, issue d'un zygote, et d'une génération monogonique issue d'un gamète qui, en devenant, au cours de la phylogénèse, nécessairement parthénogénétique, se serait transformé en une méospore. La cellule mère de gamètes du Fucus ne peut pas être considérée comme homologue d'une méospore.

ALGUES DONT L'ORTHOPHYTE PRÉSENTE L'ALTERNANCE SPOROPHYTO-GAMÉTOPHYTIQUE

Les Végétaux qui présentent réellement l'alternance sporophyto-gamétophytique de générations sont le Spirogyra, les Rhodophycées à tétraspores et tous les Cormophytes (Bryophytes, Ptéridophytes et Anthophytes).

Dans un travail précédent, nous avons schématisé l'orthophyte des Cormophytes (J. 1912[1], fig. 1, Atrichum undulatum; fig. 2, Marchantia polymorpha; fig. 3, Selaginella; fig. 4, Polystichum filix-mas; fig. 5, Phanérogame). Ici nous ne nous occuperons que de l'orthophyte des Rhodophycées à tétraspores et de celui de Spirogyra.

procarpe
trichogyne
noyau du trichogyne
carpogone ou oogone
zygote
androgamète
gynogamète ou oosphère
cellule auxiliaire conductrice qui, par soudure, permet au zygote d'immigrer dans la cellule péricentrale
monosiphons auxiliaires nourriciers
cellule centrale
cellule péricentrale
enveloppe de l'androgamète
apex d'un polysiphon femelle
monosiphon carpogonifère
monosiphons accessoires
polysiphon mâle
monosiphon accessoire
monosiphon gamétocytaire
monosiphon gamétaire
cellule pédonculaire
cellule mère de gamètes
androgamètes appelés spermaties ou pollinides
androgamètes immobiles libérés
appareil mâle
gamétophyte (androgamétophyte, gynogamétophyte), à octoploïdes haploïdes, produit par le carposporé et producteur de gamètes
siphon cortical résultant, éventuellement, de liaisons secondaires
siphon central, à liaisons interplastidiennes primitives
membrane
plan de la première division de la tétraspore séparant, dans la plante gamétophytique, le premier polysiphon dressé d'avec la première partie rhizoïdale
membrane de la tétraspore
(libérée à l'état nu, la tétraspore a formé son enveloppe après s'être fixée; le développement de la tétraspore donne une plante hémichromatique présentant le même aspect que la plante holochromatique issue de la carpospore)
cellule initiale apicale
cellule discoïdale, résultant de la division de la cellule initiale
division d'une cellule discoïdale en cellules péricentrales et centrale résiduelle
cellule centrale
cellule péricentrale ou cortricale
polysiphon tétraspori gène
cellule péricentrale tétraspori gène
monosiphon
première division de la cellule péricentrale
cellule mère de tétraspores
cellule pédonculaire
quadripartition méiotique de la cellule mère
tétraspores libérées
groupe de quatre tétraspores ou méiospores
plasmodesmes ou liaisons protoplasmiques primitives
plasmodesmes nucléés qui réunissent, secondairement, les cellules péricentrales au siphon cortical
sporophyte diplomarche, à octoploïdes holochromatique, avec cellule terminale, produit par le zygote et producteur de tétraspores ou méiospores
diplo-sporophyte ou tétrasporophyte, à octoploïdes holochromatique avec cellule terminale, produit par la carpospore et producteur de tétraspores ou méiospores
orthophyte
coupe transversale du polysiphon
polysiphons et monosiphons, disposés en spirale sur les polysiphons principaux
membrane de la carpospore
(libérée à l'état nu, la carpospore a formé son enveloppe après s'être fixée)
plan de la première division de la carpospore, séparant, dans la plante sporophytique, le premier polysiphon dressé d'avec la première partie rhizoïdale
cystocarpe
enveloppe externe, composée de monosiphons issus du dernier verticille de cellules péricentrales cortricales
enveloppe interne, composée de monosiphons issus de la cellule centrale procarpigène
apex du siphon central
partie inférieure, maternelle, du complexe central, produite par l'immigration des protoplasmes auxiliaires dans la cellule péricentrale procarpigène
cellule centrale procarpigène
carpospore
cellule pédonculaire, qui fixe la carpospore avec la partie supérieure du complexe central
partie supérieure, sporophytique parasitaire, du complexe central, provenant du développement du zygote
ligne qui sépare, dans le complexe central, le protoplasme sporophytique souillé d'avec le protoplasme gamétophytique maternel
gynogamétophyte ou carposporophyte, à octoploïdes haploïdes, produit par la zygote et producteur de carpospores (gynospores)
polysiphon femelle
cellule du siphon central
cellule péricentrale
plasmodesme
Ch. Janet del.

Fig. 6. — Rhodophycée polysiphonée à tétraspores. Schéma contenant l'orthophyte à générations sporophytique et gamétophytique alternantes.

RHODOPHYCÉE POLYSIPHONÉE A TÉTRASPORES

Si, d'après la manière de voir qui nous guide dans le présent travail, la différenciation sporophyto-gamétophytique manque chez le Fucus, par contre, elle existe, certainement, chez les Rhodophycées à tétraspores. Cela résulte, en effet, des recherches de Wolfe sur le Nemalion (1904) et, surtout, des observations de Yamanouchi (1906 [a], 1906 [b]) sur le Polysiphonia violacea, observations qui ont été confirmées par celles de Svedelius (1911) sur le Delesseria sanguinea.

On peut, d'après les recherches de Yamanouchi sur le Polysiphonia violacea, établir, comme il sera exposé plus loin, la division de l'orthophyte en un sporophyte et un gamétophyte chez les Rhodophycées Polysiphonées. Ces Algues sont des Rhodophycées à tétraspores, du groupe des Rhodomélacées radiaires, groupe dans lequel la disposition fondamentale des cellules consiste en étages composés chacun d'un plastide central entouré d'un verticille de plastides péricentraux (fig. 6 p. 51).

L'union syncytiale de ces plastides est conservée par des plasmonèmes, c'est-à-dire par des liaisons protoplasmiques primitives, liaisons qui, persistant à la suite de chacune des bipartitions, rendent ces dernières en réalité incomplètes.

Il y a un plasmonème entre chaque plastide central et le plastide central qui le suit. Il y en a un entre chacun des plastides péricentraux et le plastide central du même étage.

On a, ainsi, un chapelet, appelé siphon central, dont chaque grain porte un verticille. Une membrane générale, plus ou moins gélifiée, formée par l'ensemble de toutes les membranes cellulaires, entoure le tout, siphon central et verticilles, de manière à former un filament cylindrique ou cylindro-conique. En se ramifiant, les filaments ainsi constitués donnent un thalle en forme de buisson plus ou moins touffu.

En outre des plasmonèmes ou liaisons primitives, qui conservent l'union des deux plastides résultant d'une division, il peut y avoir, entre deux plastides ne résultant pas d'une même division, des liaisons secondaires. Elles sont réalisées par émission d'un plasmodesme nucléé qui, partant, par exemple, d'un plastide péricentral, va se souder au plastide péricentral correspondant de l'un des deux verticilles voisins. Lorsque cela se réalise, il en résulte que les plastides qui se correspondent d'un verticille

à l'autre se trouvent respectivement reliés entre eux de manière à former, autour du siphon central primitif, un faisceau de siphons péricentraux corticaux, secondaires.

Chez le Polysiphonia violacea, le nombre spécifique holochromatique des chromosomes, compté par Yamanouchi, est de 40, en sorte que le nombre hémichromatique est de 20.

La double mitose méotique dont résulte la quadripartition productrice des méospores, transforme un noyau qui a reçu sa chromatine sous la forme holochromatique de 40 chromosomes en quatre noyaux dont chacun reçoit sa chromatine sous la forme hémichromatique de 20 chromosomes.

Sporophyte

Première partie du Sporophyte (Carposporophyte)

Zygote

Le couple de gamètes, qui constitue le point de départ de l'orthophyte, est représenté, chez les Polysiphonées, par le gynogamète logé dans le carpogone et par un androgamète, dépourvu de moyens de locomotion, mais libre, appelé spermatie ou pollinide (fig. 6, en haut).

C'est Oltmanns (1898), qui, le premier, a reconnu l'union du noyau de la spermatie avec celui du carpogone.

Cette union se réalise par l'intermédiaire du trichogyne dont le protoplasme sert de milieu conducteur pour le noyau de l'androgamète. Le noyau de fusion demeure logé dans l'enveloppe carpogoniale (fig. 6, en haut à gauche).

La première mitose du développement du zygote, mitose qui est, comme les suivantes, une mitose holochromatique, s'effectue dans l'intérieur du carpogone.

Cellules auxiliaires

Les cellules auxiliaires dont il va être question n'appartiennent pas au même orthophyte que le zygote au service duquel elles sont adaptées, mais bien à l'orthophyte immédiatement précédent, c'est-à-dire à l'orthophyte maternel.

Pendant que les noyaux mâle et femelle fusionnent en un noyau zygotique, la cellule péricentrale, qui a précocément donné naissance au monosiphon carpogonigène, produit, plus

tardivement, des petits monosiphons, homologues de ce siphon carpogonigène mais stériles, dont l'un servira, par son protoplasme, de voie conductrice de noyaux et qui, tous, joueront un rôle nourricier. Les cellules constitutives de tous ces siphons nourriciers stériles sont appelées cellules auxiliaires (fig. 6, en haut à gauche).

Migration des deux premiers noyaux issus du zygote

L'orthophyte maternel, producteur de l'orthophyte que nous considérons, se termine par un procarpe formé par une cellule péricentrale, qui comme nous venons de le voir émet des monosiphons. Le principal de ces monosiphons est le siphon carpogonigène. Les autres, homologues du précédent, mais abortifs, sont nourriciers et composés des cellules auxiliaires dont il vient d'être question (fig. 6, en haut à gauche).

Des communications s'établissent au travers des membranes du procarpe et mettent en contact le zygote, déjà divisé en deux par une première mitose, avec l'une des cellules auxiliaires (cellule auxiliaire conductrice), puis cette dernière avec la cellule péricentrale du procarpe.

Par la voie ainsi ouverte, les deux noyaux résultant de la première mitose du noyau du zygote, noyaux qui appartiennent au sporophyte nouveau, passent dans l'intérieur de la cellule péricentrale du procarpe qui, elle, fait partie du gamétophyte maternel.

Les cellules auxiliaires, qui appartiennent, elles aussi, au gamétophyte maternel, agrandissent les voies qui livrent passage à leurs plasmonèmes et en créent de nouvelles, en sorte que leurs noyaux trouvent un chemin pour passer, à leur tour, dans l'intérieur de la cellule péricentrale du procarpe (fig. 6, en haut à gauche).

Complexe central du cystocarpe

L'ensemble protoplasmique polynucléé résultant de toutes ces migrations de noyaux vers la cellule péricentrale du procarpe constitue un complexe central qui loge (fig. 6, en bas) :

1° Dans sa partie supérieure, les deux noyaux sporophytiques résultant de la première mitose du noyau du zygote.

2° Dans sa partie inférieure, un certain nombre de noyaux provenant du gamétophyte maternel, gamétophyte sur lequel

le sporophyte vit ainsi en parasite. Ces derniers noyaux proviennent de la cellule péricentrale, de la cellule auxiliaire, conductrice du zygote biparti, et des autres cellules auxiliaires. Ces noyaux et le protoplasme qui les accompagne nourrissent les plastides sporophytiques qui se trouvent au-dessus d'eux. Ils sont en voie de destruction plus ou moins avancée et ne tarderont pas à s'épuiser complètement et à disparaître.

Carposporogénèse

Le noyau du zygote, déjà divisé en deux et immigré dans la cellule péricentrale, continue à se développer par plusieurs mitoses holochromatiques qui constituent l'ontogénèse d'une première partie du sporophyte. Ce proto-sporophyte peut-être appelé carposporophyte, parce qu'il est producteur de carpospores (fig. 6, en bas à droite).

Le carposporophyte en voie de développement émet plusieurs lobes uninucléés qui se divisent, chacun, une fois. Le résultat final des divisions est un ensemble constitué par une masse syncytiale centrale, porteuse de petits monosiphons bicellulaires, formés, chacun, d'une cellule podale et d'une cellule terminale qui est une carpospore.

Les mitoses constitutives de cette ontogénèse du carposporophyte, à savoir : la première mitose, du noyau du zygote, mitose qui s'effectue dans l'intérieur de la membrane du carpogone; ses mitoses ultérieures, qui s'effectuent dans la partie supérieure du complexe central et, enfin, les mitoses formatrices des carpospores sont, toutes, des mitoses holochromatiques.

Les plastides provenant de ces mitoses appartiennent, par conséquent, au sporophyte. Mais leur ensemble ne constitue qu'une première partie de ce sporophyte, car chacune des carpospores est le proplastide d'un deuto-sporophyte dont il sera question plus loin.

Le carposporophyte, ou ensemble de la partie supérieure du complexe central et de ses monosiphons bicellulaires carposporigènes est souvent appelé le gonimoblaste.

Cystocarpe

L'ensemble terminal d'un polysiphon femelle (partie inférieure de la figure 6), constitue un cystocarpe comprenant :

1° Une double enveloppe en forme d'urne;

2° Entouré par cette enveloppe, le carposporophyte ou gonimoblaste qui vient d'être décrit.

La partie externe de la double enveloppe résulte de la juxtaposition de monosiphons issus du dernier verticille de cellules péricentrales.

Sa partie interne résulte de la juxtaposition de monosiphons, similaires des précédents, mais plus ténus, issus de la cellule péricentrale du procarpe, cellule qui a fusionné avec la cellule centrale correspondante. Morphologiquement, ces monosiphons protecteurs internes ont, comme les monosiphons auxiliaires, qui sont issus de la même cellule qu'eux, la valeur de monosiphons carpogonigènes abortifs.

Toutes les cellules constitutives de cette double enveloppe proviennent de mitoses hémichromatiques et appartiennent non pas à l'orthophyte que nous considérons, mais au gamétophyte de l'orthophyte maternel.

Le carposporophyte, dont tous les noyaux proviennent de mitoses holochromatiques et qui a la valeur d'un proto-sporophyte comprend ainsi :

a) Un complexe central polynucléé.

b) Des cellules pédonculaires plus ou moins fusionnées avec le complexe central.

c) Des carpospores dont le nombre dépasse généralement six.

Deuxième partie du sporophyte (Tétrasporophyte)

Développement de la carpospore

La carpospore, qui provient d'une mitose holochromatique et qui, donnera, elle aussi, une mitose holochromatique est le proplastide de la deuxième partie du sporophyte. Ce deuto-sporophyte peut être appelé tétrasporophyte, parce qu'il est producteur de tétraspores.

La carpospore se préparant à subir la première mitose de son développement forme, au moyen des granules de chromatine de son réticulum de repos, un nombre holochromatique de prochromosomes qui se retrouvent, en même nombre, sous forme de chromosomes, à la fin de la prophase, puis, dans la plaque équatoriale, au stade de la métaphase.

Ces chromosomes se dédoublent et donnent, à l'anaphase, deux groupes qui sont composés, chacun, du nombre holochromatique

de chromosomes et qui s'emploient à l'édification des deux nouveaux noyaux.

Le développement de la carpospore donne un thalle, formé d'une touffe de polysiphons, du type décrit ci-dessus, dont chacun est porteur de ramifications, polysiphonées ou monosiphonées, régulièrement disposées en spirale. Ce thalle est un individu producteur de tétraspores.

Tétrasporogénèse

Le point de départ de la tétrasporogénèse méotique ou méosporogénèse est une cellule péricentrale qui, en se divisant, se transforme en un petit monosiphon bicellulaire composé d'une cellule podale et d'une cellule terminale. Cette dernière est la cellule mère de tétraspores (fig. 6, partie moyenne).

Les mitoses qui donnent les cellules dont il vient d'être question (cellule péricentrale, cellule podale, cellule mère de tétraspores) sont holochromatiques.

La transformation de la cellule mère en quatre tétraspores se réalise par une double mitose qui a été suivie, chez le Polysiphonia violacea, par Yamanouchi (1906 [b], p. 421). La cellule mère augmente de volume et son noyau quiescent montre un réseau chromatique très développé. Les filaments de ce réseau s'épaississent et ses nœuds forment des masses irrégulières. Finalement, le réseau se trouve transformé en un ruban emmêlé, continu (spirème). Conformément à la règle, ce filament paraît être formé de deux filaments jumelés qui, suivant les vues de plusieurs auteurs sont peut-être, l'un, d'origine androgamétaire, l'autre, d'origine gynogamétaire.

La majeure partie de ce double filament se masse sur un côté de la cavité nucléaire et ses deux éléments se mettent en contact et fusionnent. C'est le stade de synapsis.

A la suite de ce stade, le spirème devient lâche, au point d'arriver à occuper toute la cavité nucléaire. Le filament se fend longitudinalement, puis se divise en segments, ce qui conduit à 20 chromosomes bacilliformes qui, étant doubles, représentent, le nombre holochromatique de 40 chromosomes des mitoses immédiatement précédentes. Ces chromosomes doubles s'arrangent en une plaque équatoriale et, se subdivisant longitudinalement, préparent, d'un seul coup, les 80 chromosomes monovalents nécessaires pour fournir, à chacun des noyaux des

quatre tétraspores, le nombre réduit, hémichromatique, de 20 chromosomes.

L'apparition des deux premiers fuseaux est immédiatement suivie de l'apparition des deux autres situés perpendiculairement aux premiers. Les 80 chromosomes se séparent rapidement en deux groupes de 40 puis en quatre groupes de 20, et ces groupes se portent respectivement aux quatre pôles des fuseaux, le tout, fuseaux et chromosomes, demeurant encore inclus dans l'intérieur de la membrane nucléaire primitive du noyau de la cellule mère de tétraspores, membrane qui s'est conservée intacte.

La cellule mère de tétraspores, qui a reçu sa chromatine en 40 chromosomes, se développe, ainsi, en un minuscule méride formé de quatre tétraspores dont chacune reçoit sa chromatine en 20 chromosomes.

Dès que les groupes de 20 chromosomes ont atteint les pôles des fuseaux, ils perdent leurs contours propres et leur ensemble se transforme en un réseau. La membrane nucléaire de la cellule mère de tétraspores, qui a persisté jusqu'ici, prend une forme tétraédrique, puis, s'enfonçant et se rompant entre ses sommets, livre passage au cytoplasme qui se répartit autour des quatre nouveaux noyaux.

Les sillons de la quadripartition du cytoplasme apparaissent et se creusent ; la liaison protoplasmique nourricière, qui unissait la cellule mère de tétraspores avec sa cellule podale et qui a persisté jusqu'ici, disparaît.

Gamétophyte

Télraspore

Dès que les sillons sont arrivés à se rencontrer au centre de la masse cytoplasmique à diviser, les quatre tétraspores sont devenues des individus monoplastidiens qui seront bientôt prêts à être libérés.

Bien que, par suite de causes particulières, qu'il serait intéressant de préciser, la tétraspore manque dans certains groupes, elle constitue, cependant, un état monoplastidien très caractéristique des Rhodophycées.

Elle a été longtemps considérée, par les meilleurs botanistes, comme n'étant, peut-être, qu'une simple gemme propagulaire

monoplastidienne. Il est, maintenant, devenu certain, surtout par les recherches de Yamanouchi, confirmées par celles de Svedelius, que la tétraspore a la valeur morphologique d'une spore résultant d'une méose, c'est-à-dire de ce que nous appelons une méospore. La méospore est le proplastide de l'ontogénèse d'un thalle sexué. Etant produit par une méospore et étant producteur de gamètes, ce thalle représente un gamétophyte typique.

Chez le Polysiphonia violacea, qui est dioïque, il y a un thalle gynogamétophytique producteur du carpogone, cellule dont le plastide à la valeur d'un gynogamète, et un thalle androgamétophytique producteur de la spermatie, cellule dont le plastide a la valeur d'un androgamète.

Première mitose du développement de la tétraspore

La tétraspore est un proplastide dont le noyau a reçu sa chromatine sous la forme du nombre hémichromatique de chromosomes. La première mitose de son développement est, par conséquent, une mitose hémichromatique et il en est nécessairement de même pour toutes les autres mitoses qui constituent l'ontogénèse du thalle, mâle ou femelle, issu de la tétraspore.

Andro-gamétophyte

Le thalle mâle donne, sur certains polysiphons, des appareils mâles (en haut, à droite, de la figure 6).

Chacun de ces appareils provient d'une cellule centrale, ou, peut-être, d'une cellule péricentrale. Il comprend un monosiphon axial, porteur de courts monosiphons gamétaires. C'est une mitose d'une cellule du monosiphon axial qui donne l'initiale de chacun de ces petits siphons gamétaires.

Cette cellule initiale donne une cellule pédonculaire puis une cellule mère de spermaties, ou, quelquefois, directement la cellule mère de spermaties. Cette dernière produit plusieurs spermaties, libres mais dépourvues de flagellums, qui ont la valeur d'androgamètes. Toutes les mitoses de l'ontogénèse de l'androgamétophyte, y compris celles de l'appareil mâle, sont hémichromatiques.

Gyno-gamétophyte

Le thalle femelle donne, à l'extrémité de certains de ses polysiphons, des organes femelles appelés procarpes (fig. 6, en haut à gauche). Le procarpe est issu de l'une des cellules péricentrales

Résumé
de la composition de l'Orthophyte
chez la Rhodophycée à tétraspores

- Orthophyte sporophyto-gamétophytique
  - Sporophyte diplomorphe à ontogénèse holochromatique et méose terminale, produit par le zygote et producteur de la tétraspore ou méospore
    - Proto-sporophyte ou Carposporophyte, parasitaire sur le gamétophyte maternel, produit par le zygote et producteur de la carpospore
      - Androgamète (spermatie ou pollinide) } Zygote
      - Gynogamète (oosphère ou carpogone) } Zygote
      - Carposporophyte
      - Carposporogénèse sans méose
    - Deuto-sporophyte ou Méosporophyte, produit par la carpospore et producteur de la méospore
      - Carpospore
      - Méosporophyte
      - Méosporogénèse avec méose terminale
  - Gamétophyte à ontogénèse hémichromatique, produit par la méospore et producteur du couple de gamètes
    - Méospore ou Tetraspore méotique
    - Gamétophyte
    - Gamétogénèse

du dernier verticille. Cette cellule péricentrale donne un monosiphon carpogonigène. Par une mitose, la cellule apicale de ce siphon donne deux cellules qui ne se séparent pas. Elles constituent, l'une le carpogone, qui a la valeur d'une oosphère, l'autre le trichogyne. Le trichogyne peut-être considéré comme homologue d'une oosphère abortive. Il s'est adapté à capturer et à retenir une spermatie et à fournir un milieu apte à conduire le plastide de cette dernière ou, tout au moins, son noyau, jusque dans le carpogone.

L'apparition d'un premier carpogone et d'une première spermatie clôture l'orthophyte.

Comme les Rhodophycées ne font pas partie du phylum qui va directement du Phytoflagellate aux Cormophytes, on peut supposer que les Rhodophycées et les Cormophytes sont deux branches divergentes, issues d'une Chlorophycée isogamétaire qui, par association d'une génération issue d'un zygote avec une génération issue d'un isogamète parthénogénétique, a constitué un ensemble sporophyto-gamétophytique.

La génération alternante des Rhodophycées à tétraspores est résumée dans le tableau de la page 60.

SPIROGYRA

Constitution du filament

Le Spirogyra est une Chlorophycée qui se présente sous forme de filaments lisses, cylindriques, à une seule file de cellules pourvues de chromatophores verts, spiralés, et contenant plusieurs pyrénoïdes. Le filament de Spirogyra étant produit par un proplastide, et transformant toutes ses cellules en nouveaux proplastides, a la valeur d'un méride.

Malgré la continuité du filament, ses plastides constitutifs arrivent à se séparer complètement les uns des autres, ne conservant entre eux aucune liaison protoplasmique interplastidienne. Le filament de Spirogyra est, ainsi, une colonie d'individus monoplastidiens.

Gamètes

En conséquence de son individualisation, chaque plastide conserve la propriété plastidienne ancestrale, de rester apte à

devenir le proplastide, où à contribuer, dans une gamie, à la formation du proplastide, d'un méride nouveau.

Souvent, tous les plastides d'un filament se comportent comme des gamètes d'un même sexe. D'autres fois, il y a, sur le filament, des plastides qui se comportent comme des gamètes mâles, tandis que tous les autres plastides se comportent comme des gamètes femelles.

Chez le Spirogyra groenlandica (Rosenvinge, 1883), comme chez l'Ulothrix, le gamète peut, s'il ne trouve pas l'occasion de se conjuguer, se développer parthénogénétiquement. Cela a probablement lieu aussi bien dans le cas où le gamète est entré dans la voie de la différenciation mâle que dans celui où il est entré dans la voie de la différenciation femelle.

Gamie

La gamie s'effectue soit, sur un même filament, entre deux cellules voisines, soit, plus souvent, entre deux filaments dont toutes les cellules se mettent, deux à deux, d'un filament à l'autre, en contact puis en communication. Le contenu d'une cellule de l'un des filaments, jouant ainsi le rôle d'un androgamète, passe, partiellement ou tout entier, dans la cellule communicante de l'autre filament, cellule qui se comporte ainsi comme un gynogamète. Le résultat de la gamie est une masse protoplasmique, à chromatophores spiralés, contenant un noyau mâle et un noyau femelle. Après l'union plus ou moins tardive de ces deux noyaux gamétaires, on a un zygote pourvu d'un gros noyau qui se divise, immédiatement, sans période de repos (Spirogyra calospora, Tröndle, 1911, p. 9).

Développement du zygote

Le développement du zygote consiste en deux mitoses successives qui donnent, comme l'ont montré Chmielevsky (1890), Karsten (1908) et Tröndle (1911), un syncytium quadrinucléé. Cette double mitose comporte une méose.

Chez le Spirogyra calospora (Tröndle, 1911, p. 9) la première des deux mitoses donne une plaque équatoriale à 18 chromosomes et chacun des deux noyaux reçoit ce même nombre holochromatique de chromosomes. Quant aux deux secondes mitoses, elles donnent des plaques équatoriales à 9 chromosomes et chacun des quatre noyaux reçoit ce même nombre hémichromatique de chromosomes.

Chez le Spyrogyra neglecta (Tröndle, 1911, p. 16), la première mitose montre, à la métaphase, 48 chromosomes groupés en 12 groupes quaternes qui sont disposés en cercle sur le pourtour équatorial du fuseau.

A l'anaphase les 12 groupes quaternes se séparent en 12 paires et ces paires semblent se souder en 12 chromosomes.

Les deux secondes mitoses montrent, à la métaphase, chacune 12 chromosomes qui se dédoublent pour fournir, à l'anaphase, 12 chromosomes à chacun des quatre noyaux.

Ainsi, suivant la règle, il y a, à la métaphase de la première mitose, une individualisation précoce, momentanément visible, du nombre total de $4 \times 12 = 48$ chromosomes, que les deux secondes mitoses auront à répartir, à raison de 12 par noyau, entre les 4 noyaux résultant des deux bipartitions du noyau du zygote.

Avec cette apparition d'un groupement quaterne des chromosomes, ces deux mitoses du noyau du zygote de Spirogyra neglecta rappellent les deux divisions successives, hétérotypique et homéotypique, de la méose chez les Animaux.

Orthophyte

La division de l'orthophyte en un sporophyte et un gamétophyte s'établit, chez le Spirogyra, de la façon suivante.

Le zygote donne un sporophyte, réduit à un seul méride. Ce méride étant unique est, par conséquent, terminal et méotique. Il consiste en un syncytium, quadrinucléé, provenant d'une double mitose qui est réductrice. Ce méride est une phytoblastéa, modifiée par suite de sa constitution syncytiale, et composée de quatre plastides gonidiaux.

En fait, un seul de ces quatre plastides gonidiaux devient apte à se développer (Tröndle, 1911, p. 12). Prenant le dessus sur les trois autres, il les fait regresser et disparaître à son profit, et devient le proplastide d'un gamétophyte. Ce dernier se réduit à un seul filament si l'on considère, sur ce méride, deux plastides s'unissant par gamie, et clôturant ainsi l'orthophyte. Le gamétophyte comporte au contraire plusieurs filaments d'apparition successive si, au lieu d'un couple de zygogamètes, on considère seulement un parthénogamète qui donne un ou une série de nouveaux mérides hémichromatiques, mérides dont le dernier clôture l'orthophyte.

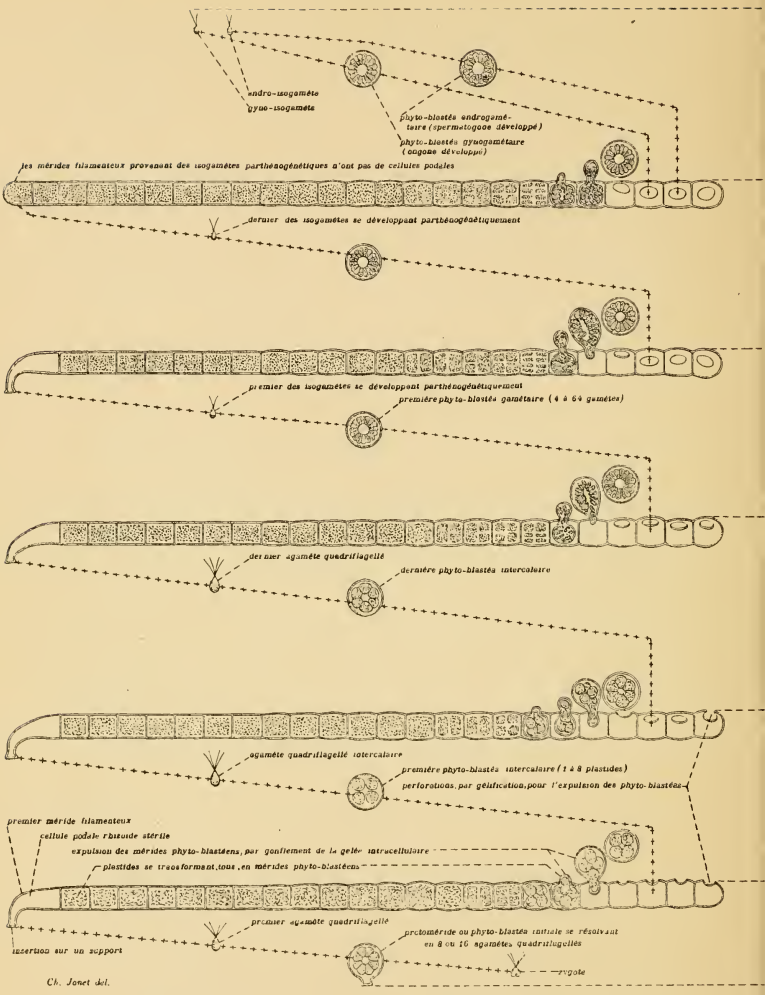


Fig. 7. — Ulothrix zonata. Schéma de l'orthophyte. Cet orthophyte peut être simple, c'est-à-dire composé uniquement de la génération qui s'étend du zygote jusqu'au premier couple de mérides isogamétaires inclusivement, ce couple étant supposé producteur du couple des isogamètes qui donnent le zygote. Mais cet orthophyte se prolonge, généralement, par l'addition d'une génération résultant du développement parthéno-

Alternance gamétaire terminale	productrice d'isogamètes biflagellés, qui se conjuguent produite par un isogamète biflagellé, facultativement parthénogénétique	Partie à ontogénèse probablement hémichromatique	Génération parthéno-génétique complémentaire, homologue au gamétophyte des Rhodophycées et des Cormophytes	Orthophyte simple additionné d'une génération parthénogénétique facultative
Série éventuelle d'alternances gamétaires intercalaires	productrices d'isogamètes biflagellés, facultativement parthénogénétiques produites, chacune, par un isogamète biflagellé, facultativement parthénogénétique.			
Alternance gamétaire éventuellement terminale	productrice d'isogamètes biflagellés, facultativement parthénogénétiques produite par un dernier agamète quadriflagellé ayant la valeur d'une gamétogonidie	Partie à ontogénèse probablement hémichromatique débutant par une méose	Orthophyte simple ou génération homologue au sporophyte des Rhodophycées et des Cormophytes	
Alternance gamèto-gonidienne	productrice des derniers agamètes quadriflagellés ou gamétogonidies produite par un agamète quadriflagellé	Partie à ontogénèse probablement holochromatique		
Série généralement longue d'alternances intercalaires	productrices d'agamètes quadriflagellés produites, chacune, par un agamète quadriflagellé			
Alternance initiale	productrice des premiers gamètes quadriflagellés produite par le zygote			

génétique d'une succession plus ou moins longue d'isogamètes qui ne trouvent pas l'occasion de se conjuguer C'est ce dernier cas, de beaucoup le plus fréquent, qui est schématisé ici. La figure et le tableau doivent être lus en allant du zygote vers les gamètes, c'est-à-dire de bas en haut

ULOTHRIX ZONATA

L'Ulothrix zonata, forme très intéressante au point de vue morphologique, a été étudié surtout par Dodel (1876). C'est une Chlorophycée, à cycle évolutif annuel, hivernal, qui se présente sous forme de filaments lisses, un peu coniques lorsqu'ils sont jeunes, cylindriques lorsqu'ils sont âgés, légèrement moniliformes à certains stades. Ils ne sont jamais ramifiés. Si, comme il est probable, la méose survient au début de l'ontogénèse du premier mérideisogamétaire, l'Ulothrix peut, à cause du développement parthénogénétique normal de ses isogamètes, être considéré comme représentatif de la Chlorophycée ancestrale chez qui s'est établie l'alternance sporophyto-gamétophytique.

ORTHOPHYTE

Le zygote (fig. 7, p. 64) se développe en un petit mérideblastéen. C'est le mérideinitial ou protomérideToutes ses cellules deviennent des agamètes quadriflagellés.

Chacun de ces agamètes est le proplastide d'un mérideilamenteux formé d'une seule file de cellules, file qui résulte d'une série de bipartitions qui s'effectuent, toutes, parallèlement entre elles. Ce mérideilamenteux est homologue au mérideiffus du Phytoflagellate kystique.

A la suite de l'alternance initiale d'une phyto-blastéa et d'un filament, chacun des plastides de ce dernier se développe en une nouvelle phyto-blastéa, et l'on a une série intercalaire, plus ou moins longue, d'alternances semblables, c'est-à-dire d'alternances de mérides phyto-blastéens, qui transforment toutes leurs cellules en agamètes quadriflagellés et de mérides filamenteux, issus de ces agamètes et dont chacune des cellules se développe en un mérideyto-blastéen.

A la suite de cette succession d'alternances, succession qui est caractérisée par ce fait que ses mérides phyto-blastéens, se résolvent, tous, en agamètes quadriflagellés, apparaît une succession similaire, mais dans laquelle les filaments donnent des phyto-blastéas qui se résolvent, les unes, de moins en moins nombreuses avec le progrès de la saison, en agamètes quadriflagellés, les autres, en gamètes biflagellés, aptes à se conjuguer,

s'ils en rencontrent l'occasion, ou, dans le cas contraire, à se développer parthénogénétiquement.

Les mérides phyto-blastéens qui clôturent l'holophyte, donnent des gamètes, qui, par suite des conditions saisonnières, ne peuvent plus se développer parthénogénétiquement.

Si la gamie ne se réalise pas pour eux, ils meurent. Si elle se réalise ils donnent des zygotes qui, après une période de croissance sans division et une période de repos, se développeront en nouveaux orthophytes.

Ainsi, lorsque deux des premiers isogamètes se rencontrent et s'unissent en un zygote, l'orthophyte est simple et se termine avec l'apparition de ces deux isogamètes. Mais, lorsque cette rencontre ne se réalise pas presque immédiatement, ce qui est certainement très fréquent, les isogamètes ne tardent pas à se développer parthénogénétiquement. Dans ce cas l'orthophyte comporte (fig. 7) :

1° Une partie agamétigène initiale;
2° Une partie agamétigène intercalaire;
3° Une partie gamétigène parthénogénétique intercalaire;
4° Une partie gamétigène terminale.

PARTIE AGAMÉTIGÈNE INITIALE

Protoméride

Gamie

La gamie a lieu au printemps. Elle a été observée par Cramer (1870) et Dodel (1876, p. 84). Après avoir erré pendant un certain temps, les couples de gamètes qui se rencontrent se réunissent, d'abord par leurs flagellums, puis, par leurs sommets hyalins effilés et, enfin, par leurs flancs. L'ensemble des deux gamètes continue à se mouvoir. Le sillon de soudure, qui les sépare encore pendant quelque temps, s'efface peu à peu. Finalement, on a un zygote quadriflagellé qui grossit un peu et cesse bientôt de se mouvoir. Les quatre flagellums disparaissent au bout de quelques minutes, tandis que les deux chloroplastes et les deux stigmas restent encore bien distincts.

Dodel (1876, p. 88) a observé, mais cela une seule fois, une gamie très nette de trois isogamètes qui étaient peut-être, l'un, un gynogamète et, les deux autres, deux androgamètes. Le

processus d'union a duré une heure et a donné un zygote anormal, pourvu de trois stigmas rouges et de six flagellums.

Les deux isogamètes qui se conjuguent sont semblables entre eux et généralement de même grosseur. Il se comportent, l'un et l'autre, exactement de la même manière dans l'acte de la gamie. Ils proviennent de deux mérides gamétaires identiques, issus, eux-mêmes, de deux proplastides identiques. Il n'y a donc aucun caractère apparent permettant de reconnaître dans une conjugaison quel est le gamète qui joue le rôle mâle et quel est celui qui joue le rôle femelle. Toutefois, Dodel (1876, p. 88) a constaté qu'il n'y a jamais union des gamètes issus d'un même méride phyto-blastéen gamétaire. Cela indique que chacun de ces mérides est d'un seul et même sexe. Par contre, il peut y avoir union de deux gamètes provenant de deux phyto-blastéas gamétaires issues d'un même filament. Cela indique que le méride filamenteux sexué est monoïque.

Zygote

Le zygote se reconnaît à ce qu'il possède, momentanément, deux chloroplastes, deux stigmas rouges et quatre flagellums. Etant plus lourd que l'eau, il tombe immédiatement sur le fond. Sa partie atténuée, claire, étant plus dense que sa partie renflée, verte, il se place toujours verticalement, sa partie renflée dirigée en haut, et, si on l'oblige à se coucher sur son flanc, il se redresse de lui-même (Dodel, 1876, p. 110).

En eau calme, les zygotes s'accumulent par exemple à la surface des pierres et y forment des petits tapis.

Ils se placent, serrés les uns contre les autres, tous orientés de la même manière, en sorte que leur ensemble présente l'aspect d'une surface plane couverte de petites cellules vertes arrondies. Ils se fixent immédiatement par leur extrémité incolore.

Accroissement précurseur du repos estival

Dès que le zygote s'est fixé, il commence, grâce au fonctionnement de son chloroplaste, mais sans subir aucune division, à prendre l'accroissement qu'il doit acquérir, pendant le printemps, avant d'entrer dans la période de repos estival. Si quelques agamètes ou quelques gamètes n'ayant pas pris part à une gamie se trouvent intercalés parmi les zygotes, ils se développent immédiatement et forment des filaments qui s'élèvent, sporadi-

quement, au-dessus du tapis serré, formé par les zygotes quiescents.

L'accroissement précurseur de la période de repos a été observé par Dodel (1876, p. 111).

Le 1er jour, la partie hyaline se fixe au support et la partie verte supérieure commence à se gonfler. On y distingue encore les deux chromatophores verts et les deux stigmas rouges. Ces derniers se décolorent au bout de deux jours.

Le 3e ou le 4e jour, les deux chromatophores se confondent et leur ensemble s'étale également sur toute la partie supérieure hémisphérique de la cellule. Une membrane cellulosique extensible apparaît. L'accroissement de volume étant considérable, quelques-unes des cellules, trop serrées par leurs voisines, se soulèvent plus ou moins, en sorte que, de plane qu'elle était originairement, la surface du tapis devient plus ou moins irrégulièrement bosselée. Le rhizoïde acquiert une longueur très variable. Il reste très court dans les cellules isolées ou marginales. Il atteint dix fois le diamètre de la cellule lorsque celle-ci, trop serrée par ses voisines, est obligée de s'allonger. Du 10e au 12e jour, le volume de la cellule a doublé. La croissance est, ensuite, très lente. Elle se prolonge jusque vers la 10e semaine et conduit finalement à un volume qui peut être quadruple ou même sextuple du volume initial du zygote.

Repos estival

Au bout de dix semaines, la membrane cellulosique du zygote s'est épaissie et, sauf dans sa région rhizoïdale, elle se montre nettement stratifiée. Les strates externes sont rougeâtres, comme cela est fréquent dans les zygotes qui entrent en repos (Volvox, Eudorina, etc.) et trouvent probablement, dans cette coloration, une protection contre la lumière.

L'arrêt de croissance devient ensuite complet et se prolonge pendant tout l'été.

Développement du Protoméride

La croissance du zygote reprend à l'automne ; mais c'est seulement en hiver que surviennent les bipartitions qui constituent le début du développement. Lorsque les bipartitions vont commencer, le chloroplaste prend une situation pariétale et le centre de la cellule se trouve occupé par un protoplasme incolore.

Le résultat des bipartitions est une phyto-blastéa eudorinienne, c'est-à-dire un groupe de plastides flagellés qui se forment dans les conditions voulues pour se trouver rangés, en une assise, autour d'une partie gélifiée, claire, centrale, les stigmas et les flagellums étant dirigés vers l'extérieur. Le nombre de ces plastides est égal ou inférieur à seize.

Premier méride filamenteux

Premiers agamèles quadriflagellés

Les plastides qui constituent le méride blastéen initial se libèrent de la gelée dans laquelle ils sont emprisonnés et chacun d'eux devient un agamète quadriflagellé.

Cet agamète est piriforme. Son extrémité atténuée, par laquelle il se fixera, est formée d'un protoplasme incolore, clair, et porte quatre flagellums. Un chromatophore vert, pariétal, occupe la partie renflée et porte un stigma rouge.

Développement du filament

Dès qu'il s'est fixé, ce qui survient toujours rapidement, l'agamète s'accroît, puis commence à se développer par une succession de bipartitions toutes parallèles entre elles et par conséquent génératrices d'un filament. Le développement et la constitution de ce premier filament sont probablement identiques à ceux des filaments intercalaires dont il sera question ci-après.

PARTIE AGAMÉTIGÈNE INTERCALAIRE

A la suite de l'alternance initiale d'une phyto-blastéa et d'un filament, l'orthophyte comporte une série intercalaire, plus ou moins longue suivant les circonstances, d'alternances semblables.

Mérides intercalaires phyto-blastéens

Proplastide

Toutes les cellules résultant des divisions qui s'effectuent dans le méride filamenteux, sauf dans la cellule podale qui représente un minuscule ergasium condamné à mourir, se transforment en agamètes quadriflagellés dont chacun devient le proplastide d'un

méride phyto-blastéen. Au cours des bipartitions du méride filamenteux, le chromatophore formait une étroite ceinture qui n'occupait que la région moyenne de la paroi latérale de la cellule. Lorsque cette dernière est devenue un proplastide, son chromatophore s'accroît considérablement, s'étend sur toute la paroi latérale et passe sur la cloison transverse qui ne tarde pas à être, à son tour, entièrement recouverte.

Ensuite, le proplastide s'arrondit et se gonfle, ce qui oblige sa logette à prendre une forme de tonnelet. Sauf, dans le cas, assez souvent observé par Dodel, où il n'y aura formation que d'un agamète quadriflagellé unique, qui représente ainsi un méride phyto-blastéen unicellulaire, le chromatophore se divise et se localise de manière à former de petits chromatophores pariétaux séparés par des espaces clairs.

Nombre et direction des bipartitions

L'ontogénèse du méride blastéen agamétigène comporte de zéro à trois bipartitions donnant de un à huit agamètes quadriflagellés.

Il y a des filaments où les proplastides donnent, sans ordre régulier, les uns, un seul, les autres, deux agamètes. C'est seulement en hiver que Dodel (1876, p. 21) a observé de tels filaments.

Dans d'autres, tous les proplastides donnent deux agamètes.

Ce sont surtout les gros filaments qui produisent les gros proplastides aptes à se développer en mérides phyto-blastéens composés de quatre ou de huit agamètes quadriflagellés.

Dans le cas d'une bipartition donnant deux agamètes, ces derniers sont couchés dans le même sens, mais ce sens varie sur le filament.

Dans le cas de deux bipartitions, donnant quatre agamètes, le proplastide se divise en deux par une cloison transversale, puis en quatre par deux cloisons longitudinales situées dans un même plan ou dans deux plans croisés.

Dans le cas de trois bipartitions, donnant huit agamètes, les deux premières bipartitions s'effectuent comme dans le cas de quatre agamètes, et la troisième par des plans longitudinaux perpendiculaires à ceux de la deuxième bipartition. Dans tous les cas, les plans de bipartition sont toujours perpendiculaires à la surface de la logette, de manière à ne donner que des plastides pariétaux, c'est-à-dire phyto-blastéens.

Expulsion des mérides phylo-blastéens

Lorsque les cellules constitutives du méride filamenteux se transforment en proplastides de mérides blastéens, chacune d'elles produit de nouvelles strates sur la face interne de l'enveloppe cellulosique qui l'entoure. On peut distinguer trois régions dans l'épaisseur de cette enveloppe. Ce sont :

a) Une région externe, qui constitue la partie résistante (squelettique) de la logette;

b) Une région moyenne très gélifiable, qui, par son gonflement, produira l'isolement, puis l'expulsion du méride phytoblastéen;

c) Une région interne constituant, autour du méride blastéen, une enveloppe propre qui persistera jusqu'au moment de la libération des agamètes.

C'est dans cette enveloppe complexe que s'effectuent les bipartitions qui constituent l'ontogénèse du méride blastéen agamétigène, méride qui est composé, au plus, de huit cellules. Chacune de ces dernières possède, en outre, une membrane propre très gélifiable.

A maturité, une aire se gélifie sur la paroi latérale de la logette proplastidienne et forme un orifice circulaire, de grandeur variable, pouvant atteindre presque toute la longueur de la logette. La région moyenne de la membrane se gélifie et se gonfle considérablement. Sous la poussée produite par la masse volumineuse qui résulte de cette gélification, le méride blastéen, entouré de sa membrane propre, est refoulé vers le dehors et, plus ou moins considérablement déformé et étranglé, il sort peu à peu par l'orifice ouvert sur sa logette. Immédiatement après sa sortie, il prend la forme sphéroïdale normale de la phytoblastéa eudorinienne (fig. 7.)

Les mérides blastéens intercalaires, uniquement producteurs d'agamètes quadriflagellés, se développent pendant l'hiver.

Dodel (1876, p. 70), qui a vu ces agamètes se former dans les filaments emprisonnés dans la glace, rappelle que Kjellmann (1875) a observé, au nord du Spitzberg, 22 espèces d'Algues qui, en hiver, par une température de la mer comprise entre — 0°,5 et — 1°,8 centigrade, montraient les organes de reproduction et les stades de développement les plus variés.

Normalement, la sortie des agamètes quadriflagellés a lieu le matin; mais, lorsqu'on transporte dans une salle chauffée

un glaçon contenant des filaments d'Ulothrix zonata, la sortie des agamètes s'effectue pendant toute la journée, puis pendant la nuit suivante, et leur développement commence immédiatement.

Marche progressive de l'expulsion

A quelques irrégularités près, la formation des proplastides, le développement des mérides blastéens et, finalement, leur expulsion progressent, sur le méride filamenteux, en allant de son extrémité apicale vers son extrémité podale. Il en résulte que l'on peut parfois rencontrer des filaments présentant cinq régions distinctes, à savoir, en allant de l'extrémité podale vers l'extrémité apicale (fig. 7) :

1° Une région où les cellules du filament sont encore en voie de multiplication par bipartition linéaire;

2° Une région où elles se transforment en proplastides aptes à se développer;

3° Une région où s'effectuent et s'achèvent les bipartitions rayonnantes qui constituent l'ontogénèse du méride blastéen;

4° Une région où ces mérides sont en voie d'expulsion;

5° Une région où, ces mérides ayant été expulsés, les logettes sont vides.

Lorsque le méride filamenteux est sur le point de s'évanouir par l'expulsion des mérides blastéens auxquels ses cellules ont donné naissance, il ne montre plus, à la suite de sa cellule podale morte, que quelques logettes contenant, chacune, un méride blastéen sur le point de se libérer, tandis que toutes les autres logettes sont percées et vidées.

Mérides intercalaires filamenteux

Agamètes quadriflagellés

Libération

Quelques instants après que le méride phyto-blastéen a été expulsé, sa membrane propre se déchire, par suite du gonflement de sa gelée interne qui, absorbant une quantité d'eau de plus en plus grande, devient de plus en plus volumineuse.

Par les mouvements de leurs flagellums, les agamètes parviennent à se libérer des fragments gélifiés qui les entourent, et

lorsqu'ils y sont parvenus, ce qui a lieu parfois très brusquement, ils s'éloignent immédiatement.

Structure

Les agamètes quadriflagellés ou macrozoospores sont caractérisés par leur taille, qui oscille entre 12 et 18 μ et, surtout, par leurs quatre flagellums disposés suivant des génératrices d'un cône et également espacés les uns des autres.

Un stigma de forme allongée fait saillie sur le flanc de l'agamète. C'est une région différenciée de la bordure du chloroplaste qui acquiert, par contraste, grâce à sa couleur rouge une sensibilité spéciale par rapport à l'action de la lumière.

Une vacuole pulsatile, située dans la partie claire antérieure au voisinage de la base des flagellums, se contracte quatre ou cinq fois par minute (Strasbürger, 1880).

Le noyau du proplastide de la phyto-blastéa se divise pour passer dans les agamètes quadriflagellés, mais il y devient invisible. Malgré cela, la présence d'un noyau dans ces derniers est certaine. On sait que par une technique appropriée, Maupas (1879) a décelé le noyau dans des spores flagellées où l'on n'était pas parvenu à le faire avant lui.

Mouvements

Lorsqu'un de ces agamètes se présente à l'observation par son extrémité flagellée, les quatre flagellums, qui sont en réalité situés suivant les génératrices d'un cône, se montrent placés en croix et tournent comme les rayons d'une roue. Ce mouvement n'est autre chose que le mouvement de rotation d'ensemble de l'agamète et de ses flagellums. La cause de cette rotation d'ensemble est que chacun des flagellums est constamment parcouru par une longue ondulation. Il y a ainsi production de quatre poussées réactionnelles qui déterminent une rotation régulière, susceptible d'alternance mais s'effectuant, souvent, pour l'agamète vu par son extrémité flagellée, dans le sens dans lequel on voit tourner les aiguilles d'une montre.

L'obliquité des quatre poussées donne, de plus, une résultante qui, dirigée suivant l'axe de l'agamète détermine sa progression.

Les agamètes quadriflagellés, libérés dans les conditions normales, nagent pendant une demi-heure.

Ils montrent, aussi bien sous l'action de la lumière naturelle

que sous celle de la lumière artificielle, un héliotropisme nettement positif.

Lorsqu'il a terminé sa randonnée de dissémination, l'agamète quadriflagellé monte à la surface de l'eau, grâce à sa faible densité, et se porte sur les ménisques périphériques ou sur ceux produits par les corps flottants. Il perd ses flagellums et se fixe par son extrémité effilée hyaline (Dodel, 1876, p. 92).

Développement de l'agamète quadriflagellé

Dès qu'il s'est fixé, l'agamète quadriflagellé devient sphérique et s'entoure d'une membrane cellulosique. Il s'accroît ensuite dans deux directions opposées. Dans l'une, il forme un rhizoïde adhésif, tandis que, dans l'autre, il montre une active croissance végétative. Bientôt commencent les bipartitions qui constituent le développement de l'agamète en un méride filamenteux à une seule file de cellules. Le stigma de l'agamète demeure visible jusqu'au stade de quatre cellules. Il se trouve logé dans l'une d'entre elles; mais il ne tarde pas à se décolorer et à disparaître. Les cellules néoformées s'allongeant rapidement, les chromatophores, à cause de leurs dimensions restreintes, ne peuvent former qu'une étroite ceinture entourant la région moyenne de la paroi cylindrique de la cellule.

Le résultat des bipartitions est un filament qui s'accroît en longueur et en diamètre.

Ce filament est un méride, puisqu'il est produit par un proplastide (agamète quadriflagellé) et qu'il transforme toutes ses cellules, sauf sa cellule podale rhizoïde qui constitue un ergasium minuscule, en proplastides formateurs de phyto-blastéas eudoriniennes. Ce n'est, comme nous le verrons plus loin, que dans les filaments issus d'un gamète parthénogénétique, se développant dans la logette où le gamète à pris naissance, que l'unique cellule ergasiale fait défaut.

La cellule podale rhizoïde, adaptée à la fixation sur un support, devient très précocement incolore par suite de la disparition de son chromatophore.

Il arrive, quelquefois, que la phyto-blastéa se disloque avant d'être complètement sortie du filament et qu'un agamète quadriflagellé reste emprisonné dans l'intérieur de la logette. Dans ce cas, après avoir effectué quelques mouvements, il se développe, exactement comme s'il avait essaimé. Sa cellule podale se fixe

sur la paroi de la logette et son extrémité apicale sort par l'orifice qui a livré passage au reste de la phyto-blastéa (Dodel, 1876, p. 99).

Croissance du filament

Croissance en longueur

Braun (1851, p. 158) admettait que le filament de l'Ulothrix s'allongeait par une cellule apicale, mais Kützing (1843, pl. 80) et Dodel (1876) ont montré que toutes les cellules du filament, sans autre exception que la cellule podale, continuent à se diviser jusqu'à la fin de la croissance. Elles contribuent ainsi, chacune pour sa part, à l'allongement du filament. La cellule podale, elle-même, se comporte souvent de même, pendant un certain temps, mais elle ne tarde jamais à cesser ses divisions.

En général, chaque cellule du filament prélude à sa division en s'allongeant jusqu'à ce que sa longueur dépasse notablement son diamètre. Le chromatophore forme alors une ceinture verte, qui n'occupe plus que la région moyenne du pourtour cylindrique de la cellule.

C'est pendant la nuit que s'effectue la division cellulaire. La ceinture chlorophyllienne se partage en deux ceintures parallèles qui s'écartent l'une de l'autre et se portent, chacune, au milieu de la longueur qui correspond à l'une des deux nouvelles cellules. La formation des cloisons transverses s'effectue de bon matin, sous l'action de la lumière solaire. Il y a ainsi une longue répétition alternante, généralement journalière, d'allongement, suivi de division et de cloisonnement.

Le résultat des divisions est une croissance rapide du filament. Le nombre des cellules (Dodel, 1876, p. 96) peut atteindre 16 le quatrième jour, 256 le huitième et 1024 le dixième; mais, à mesure que le nombre des bipartitions réalisées devient plus grand, l'allongement relatif diminue et les cellules arrivent à ne plus avoir, dans les filaments âgés, qu'une longueur inférieure à leur diamètre.

Croissance en diamètre

Les filaments âgés accroissent simultanément et également le diamètre de toutes leurs cellules. La cellule podale, toutefois, ne s'accroît, au point d'égaler le diamètre de sa voisine, que dans sa partie supérieure.

Dans les jeunes filaments, l'accroissement en diamètre marche, en général, plus vite dans les cellules de la partie supérieure que dans les cellules de la partie inférieure. Il en résulte que le filament prend une forme conique.

Le diamètre supérieur peut, ainsi, atteindre jusqu'à quatre fois le diamètre inférieur; mais, cela n'est que momentané et la différence s'efface, si complètement, que le filament plus âgé devient toujours cylindrique.

Les filaments provenant du développement des agamètes quadriflagellés conservent, pendant leur développement, une forme, conique ou cylindrique, mais unie. Ils ne montrent guère ces renflements multicellulaires successifs que les filaments résultant du développement des gamètes parthénogénétiques biflagellés présentent momentanément au cours de leur développement (Dodel, 1876, p. 18).

Evanouissement du méride filamenteux

La succession, plus ou moins longue, des bipartitions cellulaires conduit à un nombre de cellules qui est très variable, suivant les circonstances. Finalement, le méride filamenteux s'évanouit par la mort de sa cellule podale et par la transformation intégrale de toutes ses autres cellules en proplastides de mérides phyto-blastéens. De ce méride filamenteux, il ne restera, comme résidu inerte, que le tube cellulosique cloisonné, perforé et vidé qui constitue son squelette.

Il n'y a pas, comme le croyait Braun (1851, p. 159) une région de cellules stériles à la suite de la cellule podale.

PARTIE GAMÉTIGÈNE INTERCALAIRE

A la suite de la partie intercalaire agamétigène de l'orthophyte, partie dans laquelle tous les mérides phyto-blastéens se résolvent en agamètes quadriflagellés, absolument inaptes à la gamie, survient une partie intercalaire gamétigène. Les mérides filamenteux de cette partie produisent à la fois des mérides phyto-blastéens agamétaires, producteurs de nouveaux filaments, et des mérides phyto-blastéens qui se résolvent en gamètes biflagellés, aptes à se développer parthénogénétiquement ou à prendre part, les uns comme androgamètes, les autres comme gynogamètes, à une copulation à laquelle l'identité apparente des éléments qui s'unissent donne le caractère d'une isogamie.

Méride phyto-blastéen gamétaire

Gamétogonidie ou proplastide du premier méride gamétaire

A un certain moment de l'ontogénèse de l'orthophyte, le méride filamenteux transforme ses cellules en proplastides de mérides phyto-blastéens, dont les uns sont, comme il vient d'être dit, encore producteurs d'agamètes quadriflagellés, tandis que les autres sont producteurs de gamètes biflagellés. Ces deux sortes de mérides phyto-blastéens sont irrégulièrement répartis, les uns par rapport aux autres, sur le filament dont ils proviennent et, avant ou au début de leurs bipartitions, ils ne présentent aucun caractère permettant de les distinguer les uns des autres. Malgré cette similitude apparente, les proplastides qui se développent en mérides phyto-blastéens producteurs de gamètes ont la valeur de gamétogonidies.

Parmi ces mérides phyto-blastéens, nous n'avons plus à nous occuper de ceux qui donnent des agamètes quadriflagellés, parce que les choses se passent, pour eux, exactement comme pour ceux dont il a été question ci-dessus.

Quant à ceux qui donnent des gamètes biflagellés, nous les traiterons, ici, non pas comme clôturant un orthophyte par gamie, mais comme le prolongeant par un développement parthénogénétique, mode de développement qui se présente, d'ailleurs, si fréquemment, dans la réalité, qu'il doit être considéré comme tout à fait normal et qui est très important, parce qu'il est probablement représentatif de l'initium du processus qui a conduit à l'alternance sporophyto-gamétophytique.

La différenciation mâle ne se traduisant pas par une réduction appréciable du volume du cytoplasme périnucléaire de l'androgamète, il est vraisemblable que ce dernier est tout aussi apte que le gynogamète à se développer parthénogénétiquement et que les mérides filamenteux produits par l'androgamète sont, au moins en apparence, identiques à ceux qui sont produits par le gynogamète.

Nombre des bipartitions

Lorsque le proplastide du méride phyto-blastéen ne subit aucune bipartition, ou lorsqu'il n'en subit qu'une seule ou que deux, autrement dit lorsqu'il se développe en une phyto-blastéa qui se résout en une ou en deux ou en quatre gonidies, ces der-

nières sont des agamètes quadriflagellés. Très exceptionnellement le cas de deux bipartitions peut donner quatre gamètes biflagellés.

Dans le cas de trois bipartitions, formatrices de huit gonidies, ces dernières sont, suivant les circonstances, et en particulier suivant la grosseur du filament producteur, soit huit agamètes quadriflagellés soit huit gamètes biflagellés.

Lorsque le nombre des bipartitions est de quatre ou de cinq ou de six, les seize ou trente-deux ou soixante-quatre gonidies sont, toujours, des gamètes biflagellés.

Direction des bipartitions

Dans le cas de trois bipartitions, donnant huit gamètes biflagellés, les divisions s'effectuent exactement comme il a été dit, précédemment, pour la formation, par trois bipartitions, de huit agamètes quadriflagellés.

Dans le cas de quatre bipartitions, c'est-à-dire de seize gamètes, la quatrième division se fait par des plans radiaires.

Dans le cas de cinq bipartitions, c'est-à-dire de trente-deux gamètes, la cinquième division se fait par deux plans transversaux nouveaux, en sorte qu'il y a, en tout, trois plans transversaux et, par conséquent, quatre étages de plastides.

Dans le cas de six bipartitions, c'est-à-dire de soixante-quatre gamètes, la sixième division s'effectue par des plans radiaires (Dodel, 1876, p. 31).

Disposition phyto-blastéenne des gamétides

L'assimilation des mérides dont il vient d'être question, à une phyto-blastéa, est justifiée par ce fait que les divisions ne sont jamais tangentielles, ce qui pourrait conduire à une disposition massive, mais qu'elles sont toujours perpendiculaires à la surface proplastidienne. Cela donne nécessairement des plastides disposés, pariétalement, en une seule assise. Cette disposition ne s'établit pas secondairement. Elle est primitive, car les plastides la présentent, dès leur individualisation.

Les plastides de la phyto-blastéa étant disposés pariétalement et s'entourant d'une membrane gélifiable, il en résulte qu'il y a formation d'une petite masse de gelée centrale, homologue de la gelée centrale de l'Eudorina et du Volvox.

Le chromatophore, qui est déjà pariétal dans le proplastide, se

divise en autant de petits chromatophores pariétaux qu'il y aura de gamètes. Au moment où le gamétide se transforme en gamète, les flagellums apparaissent sur la partie tournée vers l'extérieur.

Le processus de la division conduit ainsi à une phyto-blastéa identique, par son ontogénèse et par sa constitution, à une véritable phyto-blastéa eudorinienne, bien que, par suite de la rupture précoce de leurs plasmonèmes, les plastides puissent se déplacer les uns par rapport aux autres et prendre un arrangement relatif différent de l'arrangement eudorinien et volvocéen et bien que, de plus, la compression dans la logette proplastidienne cylindrique déforme notablement, ce qui est sans importance morphologique, la surface sphérique de la phyto-blastéa typique.

Si, au lieu de rompre précocement leurs liaisons protoplasmiques de bipartition, les gamètes conservaient ces liaisons sous forme de plasmonèmes, la disposition des plans de bipartition conduirait certainement à un méride identique au méride volvocéen. La ressembance morphologique serait complétée par la possession d'un phialopore, de gelée centrale fluide, de gelée interplastidienne, et de gelée périphérique cuticulaire traversée par les flagellums. Il y a, de plus, persistance, pendant toute la durée de l'ontogénèse, aussi bien dans le méride phyto-blastéen de l'Ulothrix que dans celui du Volvox, d'une enveloppe gélifiable extensible, extérieure aux flagellums. Cette enveloppe n'est autre chose que la membrane proplastidienne à qui son élasticité et une gélification progresive permettent de se dilater sous l'action de la distension produite par l'accroissement du volume du méride qu'elle protège et par une introduction d'eau par osmose.

Expulsion des mérides phyto-blastéens gamétaires

Comme pour le méride formé d'agamètes quadriflagellés, l'expulsion du méride gamétaire est effectuée par la poussée résultant de la gélification des strates cellulosiques moyennes de l'enveloppe du méride.

Il peut y avoir apparition hivernale, c'est-à-dire assez précoce, d'un petit nombre de gamètes. Dodel (1876, p. 71) a constaté, en hiver, que des filaments emprisonnés dans la glace, qui produisaient, tous, uniquement, à raison de un ou deux ou quatre par logette proplastidienne, des agamètes quadriflagellés, étaient accompagnés d'environ un pour cent de filaments producteurs

de gamètes biflagellés. En tous cas, la proportion du nombre des gamètes biflagellés à celui des agamètes quadriflagellés est toujours très faible pendant l'hiver.

La formation des mérides gamétaires a lieu principalement au printemps. Leur expulsion et la libération immédiate des gamètes s'effectue surtout le matin, de très bonne heure.

L'expulsion peut se prolonger pendant toute la journée, mais elle cesse au coucher du soleil.

Comme le processus de l'expulsion des mérides gamétaires se réalise surtout à la naissance du jour, d'autant plus tôt que le temps est plus clair, il est, vraisemblablement, comme l'admet Dodel (1876, p. 61), en rapport avec l'assimilation chlorophyllienne.

Méride filamenteux parthénogénétique

Gamètes

Libération

La déchirure de l'enveloppe du méride gamétaire est produite par le gonflement de la gelée interne. Le résultat de cette déchirure est la libération immédiate des gamètes. Ces derniers restent, pendant quelques instants, empêtrés dans les débris de la gelée qui les entourait et l'on voit, pendant quelque temps, la petite masse de gelée centrale autour de laquelle les gamètes étaient disposés en ordre phyto-blastéen. Mais, le progrès de la gélification étant rapide, les gamètes ne tardent pas à se dégager, et à se disséminer.

Groupement par quatre

Lorsque les gamètes restent, pendant quelque temps, réunis par la gelée qui les accompagne, on constate qu'ils sont, très nettement, groupés quatre par quatre (Dodel, 1876, p. 49).

Cela rappelle la disposition que présentent les plastides au cours de l'ontogénèse du méride volvocéen. Chez le Volvox, en effet, on passe, du stade 4 au stade 16, par la transformation de chacun des 4 plastides du stade 4, en un groupe losangique de 4 nouveaux plastides et, d'une façon générale, du stade n au stade 4 n par la transformation, in situ, de chacun des plastides du stade n en un groupe losangique de 4 nouveaux plastides.

Mais, tandis que dans le méride phyto-blastéen du Flagellate kystique et de l'Ulothrix, les plastides néoformés finissent tous par perdre leurs liaisons protoplasmiques de bipartition, et deviennent ainsi des individus monoplastidiens gonidiaux, chez le Volvox chaque quadripartition d'un plastide fait apparaître, dans chaque groupe de 4 nouveaux plastides, pour être conservés définitivement jusqu'à la mort de l'ergasium :

1° Cinq nouveaux plasmonèmes, ou faisceaux de plasmonèmes intrinsèques, disposés en un losange et sa diagonale;

2° Des plasmonèmes disposés en triangles extrinsèques, suivant une loi géométrique très simple, entre les nouveaux groupes de quatre plastides.

Structure

Le gamète est une répétition ontogénétique du stade monoplastidien sexué du Phytoflagellate. Comme ce dernier, il possède des flagellums, un stigma saillant rouge, une vacuole pulsatile, un chromatophore chlorophyllien et, certainement, bien qu'il ne soit pas visible, un noyau.

Mais, tandis que l'agamète possède quatre flagellums, le gamète n'en possède que deux. La longueur des gamètes étant comprise entre 6 et 12 μ, on voit qu'elle peut atteindre celle de certains agamètes quadriflagellés, ces derniers ayant de 12 à 18 μ.

Les différences de grandeur des gamètes sont dues, d'abord, à la différence de grosseur des mérides filamenteux, laquelle entraîne une différence de grosseur des proplastides.

Elles sont dues, ensuite, au nombre des bipartitions qui constituent l'ontogénèse du méride gamétaire, c'est-à-dire la gamétogénèse. Il y a, toutefois, une compensation régulatrice résultant de ce que le nombre des bipartitions est d'autant plus grand que le proplastide du méride gamétaire est plus gros.

Mouvements

Les gamètes se meuvent comme les agamètes et par le même processus, sauf que les poussées qui produisent la rotation et la progression ne résultent que des réactions produites par les ondulations de deux cils au lieu de quatre.

Dodel (1876, p. 76), trouve qu'au printemps, lors de la copulation, les gamètes montrent une tendance à l'héliotropisme

négatif. Il rappelle que, chez l'Ulva heteromorpha, Rostafinski et Janczewski ont constaté que les agamètes (macrozoospores) montrent un héliotropisme positif, tandis que les gamètes (microzoospores) montrent un héliotropisme négatif.

Développement parthénogénétique

Tandis que le zygote passe, comme nous l'avons vu, par une période estivale de repos, le gamète parthénogénétique, c'est-à-dire le gamète qui n'arrive pas, à bref délai, à prendre part à une gamie, se développe immédiatement.

Le filament résultant des bipartitions du gamète parthénogénétique est notablement plus petit que celui résultant du développement de l'agamète quadriflagellé et ses cellules sont relativement beaucoup plus courtes.

Tandis que, dans le filament issu de l'agamète quadriflagellé, les cellules s'allongent si vite que leur chromatophore ne peut bientôt plus ceinturer que leur région moyenne, ici l'allongement est notablement plus lent, en sorte que le chromatophore recouvre, pendant longtemps, toute leur paroi latérale.

Le méride filamenteux résultant du développement du gamète parthénogénétique est d'abord régulièrement cylindrique, mais, bientôt, par suite de leur accroissement en volume, ses cellules se renflent en forme de tonnelets séparés par des étranglements. Les renflements se conservent un certain temps, pendant que les bipartitions continuent à s'effectuer. Cela résulte de ce que les deux cloisons transversales de la cellule initiale de la partie renflée restent en retard, dans leur développement, par rapport aux cloisons transversales nouvelles. Les renflements arrivent ainsi à être composés de plusieurs cellules, provenant toutes des bipartitions d'une même cellule initiale. On peut rencontrer sur le même filament des renflements formés d'une, de deux, de quatre ou de huit cellules. Le maximum est de seize (Dodel, 1876, pl. 1, fig. 2, 3, 4).

Quelquefois, il y a, sur le renflement, un léger étranglement secondaire intermédiaire, correspondant au stade bicellulaire du renflement.

Ultérieurement, ces renflements s'effacent par suite de la croissance des cloisons transverses correspondant aux étranglements et le filament devient régulièrement cylindrique.

Malgré ces différences de détail, les filaments résultant des plus

gros gamètes biflagellés peuvent ressembler, à s'y méprendre, aux filaments produits par les plus petits des agamètes quadriflagellés.

Il arrive parfois que le méride phyto-blastéen gamétaire n'est pas expulsé, ou n'est expulsé que partiellement, hors de la logette dans l'intérieur de laquelle il s'est développé, logette qui n'est autre chose que la membrane cellulosique de son proplastide. Dans ce cas, les gamètes se développent parthénogénétiquement, in situ. On voit, par exemple, seize embryons emprisonnés dans chacune des logettes non évacuées. Ces embryons ne tardent généralement pas à rompre les parois de leur prison et il en résulte que l'on rencontre des filaments hérissés d'une multitude de petits filaments naissants (Kützing, 1843, p. 252; Rabenhorst, 1863, p. 235; Cramer 1870, Dodel, 1876, p. 59 et 99). Ce dernier auteur (1876, pl. 5, fig. 6) a représenté un filament dans lequel on voit un bon nombre de logettes contenant, chacune, un petit bouquet composé de quatre jeunes filaments.

D'après Kützing (l. c.) les gonidies qui germent ainsi, in situ, ne montrent aucune mobilité et ne possèdent pas de stigmas rouge. Ce serait un développement précoce du gamétide.

Les filaments qui se développent ainsi en groupes, souvent au nombre de seize par logette proplastidienne, ne proviennent pas, même lorsqu'on n'en voit sortir que quatre de chaque logette, d'agamètes quadriflagellés. Cela est certain, d'abord parce qu'ils sont très petits, ensuite parce qu'ils ne différencient pas de rhizoïde ce que les agamètes quadriflagellés font toujours, même lorsqu'ils se développent dans l'intérieur d'une logette.

Ce ne sont pas, non plus, des zygotes résultant d'une gamie qui se serait effectuée dans l'intérieur de la logette, parce que le zygote ne se développe pas sous forme de méride filamenteux, mais sous forme de méride phyto-blastéen, et que ce développement ne commence jamais immédiatement, mais seulement après une période de repos qui se prolonge pendant toute la durée de l'été.

Les filaments d'origine parthénogénétique, ainsi dépourvus de cellule podale rhizoïde, ont leurs deux extrémités exactement semblables entre elles. Inaptes à se fixer, ils sont entraînés par le courant ou demeurent enchevêtrés dans les flocons de filaments fixés ou flottants.

Mérides phyto-blastéens issus du filament parthénogénétique

L'agamète quadriflagellé est, comme nous l'avons vu, le proplastide d'un méride filamenteux dont chaque cellule se développe en un méride phyto-blastéen. Sur un même filament de cette catégorie, les mérides phyto-blastéens sont :

a) Au début de l'orthophyte, tous producteurs d'agamètes quadriflagellés.

b) Ensuite, les uns, producteurs d'agamètes quadriflagellés, et, les autres, de gamètes biflagellés.

c) Enfin, probablement mais non certainement, tous, producteurs de gamètes biflagellés.

Quant au gamète biflagellé, qui se développe parthénogénétiquement, il est, lui aussi, le proplastide d'un méride filamenteux dont chaque cellule se développe en un méride phyto-blastéen; mais on ne sait pas si, ce qui est cependant probable-tous ces mérides se résolvent en gamètes biflagellés, aucun d'eux ne se résolvant en agamètes quadriflagellés. En tous cas, il est à peu près certain que les gamètes biflagellés issus du méride filamenteux d'origine parthénogénétique demeurent aptes, suivant les circonstances, soit à contribuer à la formation d'un zygote, soit à se développer encore parthénogénétiquement.

PARTIE GAMÉTIGÈNE TERMINALE DE L'ORTHOPHYTE

L'orthophyte se termine avec l'apparition d'un premier couple de gamètes biflagellés qui, au lieu de se développer parthénogénétiquement, comme cela se présente si fréquemment, s'unissent et donnent un zygote qui devient le proplastide d'un nouvel orthophyte.

Quant à l'holophyte, dont l'existence est annuelle et surtout hivernale, il se termine en été, lorsque les circonstances saisonnières, parmi lesquelles figure en première ligne l'élévation de la température, ne permettent ni aux derniers agamètes, ni aux gamètes qui ne trouvent pas l'occasion de prendre part à une gamie, de se développer en filaments.

A ce moment, les nouveaux holophytes sont représentés par les grosses cellules résultant de l'accroissement de volume printannier des zygotes fixés en petits tapis au fond de l'eau. Ce sera le retour du refroidissement automnal qui déterminera la mise en route du développement de ces cellules.

PHYLOGÉNÈSE DE L'ULOTHRIX

L'orthophyte de l'Ulothrix est, comme on vient de le voir, formé de la répétition d'une alternance de mérides de deux formes à savoir :

a) De mérides qui sont de véritables phyto-blastéas eudoriniennes, c'est-à-dire dont tous les plastides sont gonidiaux.

b) De mérides filamenteux formés d'une seule file de cellules dont toutes, sauf une, au plus, deviennent des proplastides de phyto-blastéas.

Cette constitution morphologique nous conduit à établir, comme suit, la phylogénèse de l'Ulothrix.

Le Flagellate kystique primitif, à nutrition zoïque, c'est-à-dire à nutrition comportant la capture, l'ingestion et la digestion de particules alimentaires solides, a donné, d'un côté, le Zooflagellate, ancêtre du Règne animal, et, de l'autre, par acquisition du mode de nutrition chlorophyllien et perte subséquente du mode de nutrition zoïque, le Phytoflagellate, ancêtre du Règne végétal.

L'orthophyte de ce Phytoflagellate, encore apte à se développer sous un kyste, comprend des alternances de mérides phyto-blastéens et de mérides diffus composés d'individus monoplastidiens libres.

Ce Phytoflagellate qui est isogamétaire a donné :

a) D'un côté, l'Eudorina primitive, isogamétaire, qui est le point de départ d'un petit phylum accessoire, en impasse, constituant le groupe des Volvocacées (Eudorina hétérogamétaire, Volvox).

b) D'un autre côté, l'Ulothrix qui est resté isogamétaire et qui est représentatif de la Chlorophycée dont dérive tout le Règne végétal à l'exclusion des Volvocacées.

Le Gonium est une phyto-blastéa gonidiale, arrêtée à un stade tabulaire composé de seize cellules, c'est-dire de la couronne interne de quatre cellules cruciales centrales et d'une couronne externe de douze cellules, formant un pourtour externe, homologue du pourtour périphialoporique de la phyto-blastéa volvocéenne. C'est entre ces deux couronnes que se développe la nappe qui donne à la phyto-blastéa volvocéenne sa forme sphéroïdale.

L'Eudorina est un Phytoflagellate qui a conservé ses stades phyto-blastéens, mais qui a perdu la faculté de libérer à l'état monoplastidien ses plastides constitutifs et de les développer en mérides diffus. Il les développe immédiatement, et in situ, en mérides phyto-blastéens nouveaux.

Le méride diffus est ainsi réduit à un seul plastide qui, au lieu se libérer, se développe là où il est apparu.

L'Eudorina est une colonie phyto-blastéenne gonidiale. Elle est composée d'individus monoplastidiens, rangés en une strate sphéroïdale à une seule assise, tous orientés de la même façon par rapport à l'extérieur et soudés par leurs enveloppes gélifiées. Ces plastides, tous gonidiaux, deviennent les proplastides de nouvelles phyto-blastéas identiques à celle dont elles proviennent.

L'Eudorina isogamétaire primitive a donné l'Eudorina hétérogamétaire actuelle.

Le Volvox est une Eudorina qui a multiplié considérablement le nombre de ses plastides et en a consacré la majeure partie à la constitution d'un ergasium nourricier du gonidium. Ce dernier est composé d'un nombre restreint de plastides ayant conservé leur nature eudorinienne, c'est-à-dire leur nature gonidiale ancestrale. Mais, bien que paraissant des plus avantageuses, cette transformation a laissé le Volvox hors de toutes les voies qui auraient pu le conduire à une évolution phylogénétique ultérieure. Elle en a fait une forme phylogénétiquement immobilisée, car on ne voit rien, dans le Règne végétal, qui puisse être considéré comme en provenant.

L'Ulothrix actuel est demeuré isogamétaire. Il dérive par un processus bien simple du Phytoflagellate kystique. Il a conservé, inchangés, les stades de mérides phyto-blastéens de ce dernier et a transformé ses stades de mérides diffus en stades de mérides filamenteux. En effet, au lieu de multiplier, par des bipartitions toutes parallèles entre elles et immédiatement suivies de libération, les agamètes ou les gamètes parthénogénétiques en lesquels se résolvent ses mérides phyto-blastéens, il les a multipliés par des bipartitions, encore toutes parallèles entre elles, mais accompagnées de la production immédiate d'enveloppes cellulosiques qui par leur soudure linéaire maintiennent toutes les cellules produites en un filament formé d'une file de cellules. Ainsi, tandis que chez le Phytoflagellate kystique, tous les indi-

vidus monoplastidiens constitutifs du méride diffus en voie d'ontogénèse doublent leur nombre, à chaque bipartition, en se divisant à l'état libre, tous les plastides du méride filamenteux de l'Ulothrix, plastides qui sont homologues aux individus monoplastidiens libres du Phytoflagellate, doublent leur nombre à chaque bipartition en se divisant, dans la logette extensible qui les emprisonne et en conservant, par suite, la disposition linéaire.

Le Spirogyra dérive très simplement de l'Ulothrix.

Par suppression de tout développement préalable, le zygote devient directement une gamétogonidie ou cellule mère de gamètes. En effet une méose le transforme en prégamètes qui n'ont plus qu'à se fragmenter, sous la forme d'un filament, pour devenir les gamètes créateurs des nouveaux zygotes.

Quant à la Rhodophycée polysiphonée, à orthophyte sporophyto-gamétophytique, elle dérive d'une Chlorophycée, voisine de l'Ulothrix, dont l'orthophyte était arrivé à comprendre, définitivement, à la suite de sa génération amphigonique, une génération monogonique, parthénogénétique, complémentaire. Les homologies, entre l'Ulothrix et la Rhodophycée polysiphonée à tétraspores, s'établissent de la façon indiquée par le tableau p. 88-89.

Le carpogone fécondé de la Rhodophycée est homologue au zygote résultant de l'union de deux isogamètes biflagellés de l'Ulothrix.

La portion sporophytique du complexe central du cystocarpe de la Rhodophycée (gonimoblaste) (fig. 6, p. 51) est homologue au protoméride phyto-blastéen de l'Ulothrix. C'est une phyto-blastéa syncytiale, très réduite, qui est dénaturée par suite de son parasitisme sur l'organisme maternel.

Elle donne des plastides qui se développent, in situ, en un petit monosiphon bicellulaire, composé d'une cellule ergasiale, la cellule podale, et d'une cellule gonidiale, la carpospore. Ce monosiphon carposporigène est homologue au premier filament de l'Ulothrix.

La carpospore, par suppression de son développement phyto-blastéen, ou plutôt par réduction de ce stade à un état monoplastidien, comparable à la phyto-blastéa de l'Ulothrix dans le cas où elle se réduit à un seul agamète, se développe directe-

ment en un méride siphoné, homologue du méride filamenteux de l'Ulothrix, mais profondément modifié par de nombreuses acquisitions.

Le monosiphon de la Rhodophycée polysiphonée diffère du filament de l'Ulothrix par l'acquisition de la persistance ontogénétique définitive des liaisons protoplasmiques de bipartition et par la transformation de la plupart de ses cellules en cellules ergasiales.

A ces deux acquisitions il faut ajouter les suivantes.

Au lieu de s'effectuer par des divisions portant sur la totalité des cellules du méride filamenteux, l'accroissement en longueur, se localise uniquement dans la cellule terminale.

Chacune des cellules du monosiphon est devenue apte à se cloisonner, par des plans successifs, parallèles à l'axe du siphon, de manière à s'entourer d'un verticille de cellules péricentrales, la cellule centrale étant la cellule résiduelle de ces divisions. Le méride filamenteux, à une file de cellules, de l'Ulothrix s'est ainsi transformé, d'abord, en un monosiphon, puis, en un polysiphon.

Enfin, tandis que le filament de l'Ulothrix ne se ramifie pas, le polysiphon de la Rhodophycée polysiphonée a acquis un mode de division cellulaire qui conduit à des ramifications.

Les nombreuses cellules qui, sur le polysiphon issu de la carpospore de la Rhodophycée, (Voir la fig. 6, p. 51 et le tableau p. 88-89) ont conservé le caractère gonidial se développent en petits monosiphons bicellulaires tétrasporogonidiaux. Bien qu'immobiles et se développant in situ, ces cellules sont homologues aux derniers agamètes quadriflagellés de l'Ulothrix et les monosiphons qu'elles produisent sont homologues au premier filament gamétogonidial de cette Chlorophycée.

La tétrasporogonidie ou cellule mère de tétraspores est homologue au plastide gamétogonidial de l'Ulothrix. Elle se développe, par deux bipartitions accompagnées de méose, en une phyto-blastéa réduite à un groupe de quatre gonidies qui sont ici des tétraspores. Ce groupe de quatre tétraspores est homologue à la phyto-blastéa qui, chez l'Ulothrix, est formée d'isogamètes biflagellés se développant parthénogénétiquement, homologue, par exemple, à la phyto-blastéa, formée de quatre parthénogamètes, qui se développent dans l'intérieur de leur logette proplastidienne et en émergent sous forme d'un bouquet de quatre filaments. La tétraspore qui, vu son origine méotique, est une méos-

pore, est ainsi homologue au parthénogamète de l'Ulothrix. C'est un isogamète qui, de facultativement, est devenu nécessairement parthénogénétique.

Chez l'Ulothrix, le développement du gamète biflagellé parthénogénétique donne un filament d'aspect identique à celui du filament résultant du développement de l'agamète quadriflagellé. De même, chez la Rhodophycée polysiphonée, le développement de la tétraspore donne un polysiphon en apparence identique au polysiphon résultant du développement de la carpospore.

Chez l'Ulothrix, le dernier méride filamenteux de l'orthophyte donne des mérides phyto-blastéens qui se résolvent, les uns en iso-androgamètes, les autres en iso-gynogamètes. Chez la Rhodophycée polysiphonée les monosiphons terminaux de l'orthophyte donnent des cellules mères de gamètes qui se développent en petits groupes d'androgamètes (appelés spermaties ou pollinides) et en petits groupes de gynogamètes qui se réduisent à deux dont l'un, le carpospore, progresse pour prendre part à la formation d'un zygote, tandis que l'autre, le trichogyne, ne joue qu'un rôle conducteur et nourricier à la suite duquel il regresse.

L'orthophyte de l'Ulothrix considéré comme facultativement composé d'une génération amphigonique et d'une génération monogonique.

Si la manière de voir exposée dans le présent travail est bien conforme à la marche réelle de la phylogénèse, il y a à distinguer, au point de vue de la constitution de l'orthophyte, deux catégories parmi les Végétaux. Les uns, relativement peu nombreux, n'ont pas compliqué leur orthophyte amphigonique par l'acquisition, définitive, d'une génération monogonique, parthénogénétique, hémichromatique, complémentaire.

Les autres, nombreux au point de constituer l'immense majorité des Végétaux, dérivent de formes qui ont définitivement fixé, dans leur orthophyte, une génération complémentaire monogonique, parthénogénétique et, par conséquent, hémichromatique, génération qui n'était, jusque là, qu'éventuelle.

Dès qu'elle est fixée dans l'orthophyte, cette génération complémentaire mérite la dénomination de gamétophyte, parce qu'elle assume la tâche de donner les gamètes formateurs du

zygote. Dans la continuité de chacun des rameaux phylogénétiques, ces gamètes sont, sous la forme d'une répliqué ontogénétique de l'état monoplastidien sexué du Phytoflagellate ancestral, les proplastides des orthophytes qui se succèdent indéfiniment, les uns à la suite des autres. Ces répliques monoplastidiennes, toujours assez fidèles dans le sexe mâle, sont en général, dans le sexe femelle, considérablement dénaturées par perte des moyens de locomotion, par accumulation de protoplasme et par emmagasinement de réserves.

L'Ulothrix actuel paraît bien être représentatif de la Chlorophycée ancestrale chez qui est apparue la fixation de l'alternance de générations dans l'orthophyte.

Il est probable que les isogamètes, si peu différenciés, du Phytoflagellate kystique ancestral étaient aptes à donner, éventuellement, un développement parthénogénétique. En tous cas, un tel développement parthénogénétique se présente certainement chez l'Ulothrix et, cela, d'une façon si constante que ce développement additionnel peut être considéré comme normal.

Si, comme semble le prouver l'apparition brusque des gamètes biflagellés à la suite de la série des agamètes quadriflagellés, la méose s'effectue, chez l'Ulothrix, au début de l'ontogénèse de la première phyto-blastéa isogamétaire, son orthophyte comprend :

1° Une succession amphigonique de mérides, à ontogénèse holochromatique, issus, un premier, du zygote et, les suivants, d'agamètes quadriflagellés, un dernier agamète (gamétogonidie) donnant un méride gamétaire dont l'ontogénèse est d'abord méotique puis hémichromatique.

2° Facultativement, mais très fréquemment, une succession monogonique de mérides, à ontogénèse hémichromatique, tous issus d'isogamètes biflagellés.

C'est dans une telle alternance, d'abord facultative puis devenue nécessaire, du développement d'un zygote et du développement d'un parthénogamète, qu'il faut voir l'origine phylogénétique de l'alternance sporophyto-gamétophytique de générations.

Les Spirogyres, les Rhodophycées et les Cormophytes dériveraient ainsi de Chlorophycées ayant définitivement fixé, dans leur ontogénèse, un tel développement parthénogénétique complémentaire.

L'alternance sporophyto-gamétophytique de générations ne résulte donc pas d'une simple dilatation progressive de l'état

holochromatique du zygote, état qui primitivement n'aurait eu qu'une très faible durée, au début d'une longue ontogénèse rendue hémichromatique par une méose très précoce. Elle résulte, au contraire, de l'addition, tout d'une pièce, à la suite d'une génération productrice d'un thalle amphigonique issu du zygote, d'une génération complémentaire, productrice d'un thalle monogonique, probablement de même aspect que le thalle précédent, comme on le voit encore chez les Rhodophycées polysiphonées.

Dans notre manière de voir, l'Algue ancestrale qui a fourni le passage de l'orthophyte simple à l'orthophyte double, pourvu de l'alternance sporophyto-gamétophytique de générationse (Rhodophycée à tétraspores et Cormophyte), est donc une Chlorophycée isogamétaire dont l'orthophyte comprenait, nécessairement, une partie amphigonique issue du zygote et, facultativement, une partie monogonique issue d'un isogamète parthénogénétique.

Si, réellement, la méose survient, chez l'Ulothrix, au début de l'ontogénèse du premier méride phyto-blastéen gamétaire, cette forme se trouve être précisément le type d'une telle Algue. Cette dernière n'a qu'à incorporer définitivement, dans son orthophyte, la partie parthénogénétique, qui était, jusque-là, facultative, pour devenir une Algue à génération alternante sporophyto-gamétophytique typique.

L'orthophyte de l'Ulothrix ou, si cette forme ne remplit pas la condition méotique voulue, l'orthophyte de l'Algue ancestrale hypothétique qui la remplit, est simple, c'est-à-dire à ontogénèse amphigonique entièrement holochromatique, avec méose et hémichromatie terminale, toutes les fois que la gamie n'est pas précédée d'un développement parthénogénétique d'isogamètes.

Cet orthophyte est, au contraire, formé de l'ensemble d'une génération amphigonique, homologue de la future génération sporophytique, et d'une génération monogonique, homologue de la future génération gamétophytique, toutes les fois que la gamie est précédée d'un développement parthénogénétique d'isogamètes.

Le gamète éventuellement parthénogénétique n'a qu'à devenir nécessairement et définitivement parthénogénétique pour perdre sa qualité d'isogamète et devenir une méospore homologue à celle de la Rhodophycée polysiphonée et à celle du Cormophyte.

La réunion définitive, dans un même orthophyte, de deux générations successives, différentes au point de vue chromatique, est donc une acquisition qui a été réalisée par un ancêtre commun aux Spirogyres, aux Rhodophycées à tétraspores et aux Cormophytes. Cette acquisition est demeurée fondamentale et ineffaçable à travers toutes les péripéties de l'évolution phylogénétique, si compliquée, de ces groupes, et, surtout en ce qui concerne les Cormophytes, elle a, sans doute, en donnant à l'orthophyte une plus grande aptitude à s'adapter à des circonstances variées et à en tirer un parti avantageux, largement contribué à l'ampleur prise par cette évolution.

La méose n'est pas une preuve de l'existence d'une alternance sporophyto-gamétophytique de générations. C'est un processus précurseur, immédiat ou non mais nécessaire, bien que non suffisant, de la gamétogénèse.

Chez le Fucus et chez l'Animal, nés d'une oosphère fécondée, la méose se réalise au cours de la gamétogénèse parce que l'hémichromatie nécessaire à la gamie n'est pas préexistante.

Dans le gamétophyte de la Rhodophycée à tétraspores, du Cormophyte et de tous les autres Végétaux producteurs de méospores ou spores hémichromatiques, la méose n'apparaît plus au cours de la gamétogénèse terminale, parce qu'elle s'est déjà réalisée au cours de la méosporogénèse et que l'hémichromatie nécessaire se trouve être préexistante. La méose n'apparaît pas, non plus, au cours de la spermatogénèse, chez l'Abeille mâle issue d'un œuf parthénogénétique, parce que l'hémichromatie, déjà réalisée au cours de l'oogénèse et non détruite par une gamie chez l'Abeille femelle vierge, se trouve être, ici encore, préexistante.

Si la succession d'un sporophyte et d'un gamétophyte est ainsi homophyle de la succession d'une génération amphigonique issue d'un zygote et d'une génération monogonique hémichromatique issue d'un gamète facultativement parthénogénétique, l'ontogénèse de la première génération comprend successivement :

1° Une ontogénèse holochromatique;

2° Une méose survenant au début des divisions du méride terminal qui est un méride isogamétaire transformé en méride méosporaire;

3° L'achèvement, sous forme hémichromatique de l'ontogénèse de ce méride méosporaire.

En effet, l'ontogénèse de la première génération comprend fondamentalement, à la suite du développement de mérides tous holochromatiques, l'ontogénèse d'un méride terminal dont la première mitose est méotique tandis que sa deuxième est une mitose hémichromatique, plus ou moins altérée, et dont toutes les autres mitoses, s'il y en a, sont hémichromatiques.

Quant à la seconde génération, elle comprend une ontogénèse uniquement hémichromatique, cela, pour tous ses mérides, mérides gamétaires terminaux compris.

La limite séparative précise du sporophyte et du gamétophyte n'est donc pas la méose réductrice du nombre des chromosomes mais bien la libération de la méospore.

Dans notre manière de concevoir l'orthophyte, le méride méosporaire, qui résulte du développement d'une cellule mère de méospores, appartient au sporophyte.

On a dit, en parlant de la Fougère que, dans les sporanges, les cellules mères des spores se divisant avec méose et donnant, ainsi, un tissu sporigène à mitoses hémichromatiques, ce tissu hémichromatique devait être considéré comme un protogamétophyte hémichromatique, se reliant, par conséquent, au gamétophyte hémichromatique. Ce concept ne peut pas être introduit dans la théorie proposée dans le présent travail, car il revient à dire qu'il y a un méride (notre méride méosporaire, clôtural du sporophyte) qui, au début de son ontogénèse, appartiendrait au sporophyte, tandis qu'à la fin de son ontogénèse il appartiendrait au gamétophyte. Dans notre manière de voir le sporophyte est un ensemble de mérides bien déterminé, et le gamétophyte est un autre ensemble de mérides, également bien déterminé. Un méride donné appartient soit à l'un soit à l'autre de ces deux ensembles. On ne peut pas attribuer au sporophyte les processus initiaux et au gamétophyte les processus terminaux de l'ontogénèse d'un méride. Le méride quadricellulaire en question doit donc être attribuée, en son entier, au gamétophyte.

L'acquisition de l'alternance de générations des Végétaux, c'est-à-dire l'acquisition de la constitution sporophyto-gamétophytique de l'orthophyte, a vraisemblablement été réalisée, comme nous l'admettons ici, par une Chlorophycée isogamétaire et non pas par une Chlorophycée hétérogamétaire.

Il est probable que si cette acquisition avait été réalisée par une Algue hétérogamétaire, c'est-à-dire par une Algue à gamètes très profondément différenciés, irrémédiablement différenciés si je puis m'exprimer ainsi, les méospores seraient nécessairement différenciées, elles aussi, en méospores mâles et méospores femelles. Or, cette différenciation, qui existe bien chez la Selaginelle, n'existe pas partout ailleurs. Elle est, par conséquent, non pas une différenciation primitive, mais bien une différenciation cœnogénétique.

Si, au contraire, on admet, comme nous le faisons ici, que l'acquisition en question a été réalisée par une Algue isogamétaire, on peut concevoir que la différenciation sexuelle des gamètes, différenciation qui ne se manifeste d'ailleurs par aucun caractère matériel reconnaissable, est juste suffisante pour produire l'attraction nécessaire à l'acte de la gamie, mais n'est pas assez profonde pour faire perdre, à toutes les parties de l'isogamète, l'aptitude à évoluer ultérieurement dans le sens mâle ou dans le sens femelle. C'est parce que la méospore dérive, ainsi, d'un isogamète presqu'indifférencié sexuellement que la spore de la Fougère, par exemple, donne un prothalle ou gamétophyte hermaphrodite, produisant, à la fois, des andro et des gynogamètes.

Le Fucus considéré comme ayant un orthophyte simple.

Pour Strasbürger (1906) et pour Yamanouchi (1909), le cycle évolutif du Fucus comporte une alternance sporophyto-gamétophytique de générations. Pour eux, toutes les mitoses qui s'effectuent depuis l'état de zygote jusqu'à la première mitose de l'oogone ou de l'anthéridie étant holochromatiques, caractérisent une génération sporophytique. La première mitose de l'oogone ou de l'anthéridie est la mitose réductrice. Toutes les mitoses ultérieures (au nombre de deux pour l'oogone et de cinq pour l'anthéridie) étant hémichromatiques, caractérisent une génération gamétophytique.

Cette manière de voir de Strasbürger et de Yamanouchi suppose que la réduction chromatique est le critérium absolu de l'alternance sporophyto-gamétophytique de générations et que la mitose de réduction marque toujours, d'une façon précise, la limite séparative de ces deux générations.

Comme nous venons de le dire, cette manière de voir ne paraît pas être conforme à l'évolution réelle du phylum végétal.

Chez le Fucus, nous considérons la cellule mère des oosphères comme étant le proplastide, c'est-à-dire l'état monoplastidien, du méride qui se résout en gamètes. Dire que la cellule mère des oosphères appartient à un sporophyte et les oosphères au gamétophyte suivant, c'est dire que le méride gamétaire appartient, lors de son état monoplastidien, au sporophyte, tandis qu'au cours et à la fin de son ontogénèse il appartiendrait au gamétophyte suivant. Une telle interprétation ne cadre évidemment pas avec le processus phylogénétique admis, ici, pour l'origine de l'alternance sporophyto-gamétophytique.

Un gamétophyte est une méospore développée, et la méospore est toujours un proplastide qui a reçu le nombre hémichromatique de chromosomes.

Pour que, chez le Fucus, l'oogone développé en oosphères puisse avoir la valeur d'un gamétophyte, il faudrait que la cellule mère des oosphères, c'est à dire l'oogone à l'état monoplastidien, ait la valeur d'une méospore. Or cela n'est pas possible, puisque cette cellule reçoit le nombre holochromatique de chromosomes (tableau p. 98-99).

L'indiscutable alternance sporophyto-gamétophytique de générations que présentent les Cormophytes et les Rhodophycées à tétraspores n'est pas une simple alternance de deux formes, ni une simple alternance d'une partie agamétigène et d'une partie gamétigène. C'est la représentation ontogénétique d'une alternance ancestrale de deux générations consécutives, distinctes, dont la première, amphigonique, résultait du développement du zygote, tandis que la seconde, monogonique, résultait du développement d'un isogamète qui, d'abord facultativement parthénogénétique, comme nous le voyons encore chez l'Ulothrix, est devenu, par suite des avantages qui en sont résultés pour l'espèce, nécessairement et définitivement parthénogénétique.

Il y avait, par conséquent, à l'origine du phylum végétal, des espèces à orthophyte simple, c'est-à-dire dépourvue de l'alternance sporophyto-gamétophytique de générations. L'Eudorina, le Volvox, l'Ulothrix sans parthénogénèse et le Fucus sont des représentants actuels de ces Végétaux ancestraux (tableau p. 98)

Dans les trois premières de ces quatre formes, l'orthophyte se termine par :

1° Un avant-dernier méride phyto-blastéen, le méride gamétogonidien, qui est formateur de gamétogonidies ou cellules mères de gamètes (androgonidies, gynogonidies du Volvox).

2° Un couple de mérides phyto-blastéens terminaux ou mérides gamétaires, qui résultent du développement de gamétogonidies. L'ontogénèse de ce couple débute par une mitose réductrice ou méose et les mitoses suivantes sont, par conséquent, hémichromatiques. Ces mérides gamétaires se résolvent intégralement en gamètes.

De même, le Fucus, sur le point de clore son orthophyte, produit des gamétogonidies ou cellules mères de spermatozoïdes (spermatogones) et cellules mères d'oosphères (oogones).

Sur le thalle femelle, le développement de l'oogone donne un méride gynogamétaire terminal composé de 8 oosphères, résultant de 3 mitoses successives, dont la première est méotique et les deux dernières hémichromatiques. Sur le thalle mâle, le développement du spermatogone (1) donne un méride androgamétaire terminal composé de 64 spermatozoïdes résultant de 6 mitoses successives dont la première est méotique et les cinq suivantes hémichromatiques.

D'une manière générale, on peut dire que l'association des deux premières mitoses de l'ontogénèse du méride gamétaire, pour la réalisation de la réduction chromatique, est une apparence d'acquisition secondaire. Le processus primitif comportait la réalisation de la méose uniquement par la première mitose, les mitoses suivantes étant typiquement hémichromatiques. Le Fucus est une forme très ancienne qui a fidèlement conservé ce processus primitif.

Dans les quatre sortes d'Algues dont il vient d'être question, Algues dont l'orthophyte est dépourvu de l'alternance sporophyto-gamétophytique, le couple des mérides terminaux, en particulier le méride androgamétaire, comporte une mitose réduc-

(1) Le spermatogone est une cellule qu'il vaut mieux ne pas appeler anthéridie chez le Fucus parce qu'elle diffère, morphologiquement, tout autant de l'anthéridie de l'Archégoniate que l'oogone du Fucus diffère de l'archégone. Les considérations qui ont conduit à donner deux noms différents à l'organe femelle, chez le Fucus et chez l'Archégoniate, étant les mêmes pour l'organe mâle, il n'est pas rationnel d'appeler cet organe anthéridie à la fois chez le Fucus et chez l'Archégoniate.

trice initiale, qui est créatrice du gamète; les divisions hémichromatiques ultérieures du méride ne sont, pour ainsi, dire qu'une simple fragmentation du gamète. Le nombre des divisions qui fragmentent ainsi le gamète peut être très variable, non seulement d'une espèce à l'autre, mais dans la même espèce. Chez le Volvox globator, par exemple, le nombre des bipartitions du méride androgamétaire varie de 6 à 10, ce qui donne de 64 à 1024 spermatozoïdes. Ces variations du nombre des bipartitions hémichromatiques consécutives à la méose sont dues aux circonstances. Elles ne modifient en rien la nature des spermatozoïdes qui en résultent et sont dépourvues de toute signification morphologique importante.

Il résulte donc de ce qui précède que l'ontogénèse de l'orthophyte du Fucus est simple et comprend :

1° L'ontogénèse holochromatique du thalle;

2° La méose inaugurale (première mitose) de l'ontogénèse de la phyto-blastéa gamétaire terminale;

3° L'achèvement, sous la forme hémichromatique, de l'ontogénèse de cette phyto-blastéa, achèvement qui est une simple fragmentation multiplicatrice des gamètes.

C'est là, un orthophyte amphigonique simple, ne comportant aucune alternance de générations et qui, y compris l'achèvement hémichromatique de l'ontogénèse de son couple de mérides gamétaires terminal, est rigoureusement homologue au sporophyte, mais uniquement au sporophyte, du Végétal pourvu de l'alternance de générations.

Le Fucus dérive probablement d'une Chlorophycée qui, bien que possédant l'aptitude à ajouter éventuellement, à la suite de son ontogénèse amphigonique, un développement monogonique parthénogénétique, a ultérieurement perdu cette aptitude ou, tout au moins, ne l'a pas transformée en un processus ontogénétique nécessaire et définitivement fixé.

Travaux cités

1851. Hofmeister W., *Vergleichende Untersuchungen d. Keimung und Fruchtbildung hœherer Kryptogamen und d. Samenbildung d. Coniferen.*

1859. Carter H. J., *On Fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena.* Ann. and. Magaz. nat. hist. Ser. III, vol. 3.

1890. Chmielewsky M. W. F., *Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels des plantes inférieures.* (En russe), 3 pl. Kharkov.

1895-96. Phillips R. W., *On the development of the cystocarp in Rhodomelaceae.* Annals of Botany, T. 9, p. 289.

1896. Farmer A. J. Bretland, and Williams J. Lloyd, *On fertilization and the segmentation of the spore in Fucus.* Annals of Botany T. 10, p. 479.

1896. Klebahn H., *Beitræge zur Kenntnis der Auxosporenbildung.* Jahrb. f. wiss. Botan. T. 29, p. 593.

1897. Strasburger Eduard, *Kerntheilung und Befruchtung bei Fucus.* Jahresber. wissensch. Botan., T. 30.

1898. Farmer, J. Bretland, and Williams, J. Lloyd, *Contribution to our knowledge of the Fucaceae; their life history and cytology.* Phil. Trans. Roy. Soc. London, T. 190.

1898. Oltmanns F., *Zur Entwickelungsgeschichte der Floriden.* Botan. Zeit. T. 56, p. 99.

1900. Karsten G , *Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura*, Flora, T. 87., p. 253.

1903. Petrunkewitsch A., *Das Schicksal der Richtungskœrper im Drohnenei.* Zool. Jahrb. Anat. T. 17.

1904. Hartmann Max, *Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Eintheilung derselben, erlæutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden.* Biologisches Centralblatt. T. 24, p. 18

1904. Wolfe J.-J., *Cytological studies in Nemalion.* Annals of Botany. T. 18, p. 608.

1905. Cook O. F., and Walter T. Swingle. *Evolution of cellular structures.* U. S. Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry, Bulletin 81.

1906. Strasburger Eduard, *Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen.* Botanische Zeitung. II Abtheilung, 64. Jahrgang.

1906 *a*. Yamanouchi Shigeo, *The life history of Polysiphonia violacea.* Grev. (Preliminary note), Botanical Gazette T. 41, p. 425

1906 *b*. Yamanouchi Shigeo, *The life history of Polysiphonia*, Botanical Gazette, T. 42, p. 401.

1907. Meves Fr, *Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion.* Arch mikr. Anat. Entwicklungsgesch., T. 70

1908. Karsten G., *Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg.* Flora, T, 99.

1909. Yamanouchi Shigeo, *Mitosis in Fucus.* Botanical Gazette, T. 47, p. 173.

1910. Grégoire V., *Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique,* 2e mémoire. La cellule. T 26, p. 223.

1911. Svedelius Nils, *Ueber den Generationswechsel bei Delesseria sanguinea.* Svensk. Botanisk. Tidskrift. T. 5, p. 260.

1911. Trœndle Arthur, *Ueber die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis.* Zeitschr für Botanik, 3. Jahrg.

1843. Kutzing, *Phycologia generalis, Anat., Physiol. und Systemkunde der Tange.* Leipzig.

1851. Braun, *Betrachtungen ueber die Erscheinungen der Verjüngung in d. Natur.* Leipzig.

1863. Rabenhorst L., *Kryptogamen Flora*, I. Abth.

1870. Cramer C., *Ueber Entstehung und Paarung der Schwarmsporen von Ulothrix.* Naturf. Gesellsch. zu Zurich, T. 15.

1875. Kjellmann Fr., *Ueber die winterliche Algen Vegetation der Mösselbay* (Spitzberg). Botan. Zeitung, 1875, p. 771.

1876. Dodel Arnold, *Die Kraushaar-Alge, Ulothrix zonata. Ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung.* Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, T. 10.

1879. Maupas E., *Sur la position systématique des Volvocinées et sur les limites du règne végétal et animal.* Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, T. 88, p. 1274.

1880. Strasburger, *Ueber Zellbildung und Zelltheilung.*

1883. Rosenvinge, *Om Spirogyra groenlandica.* Ofversigt af Kgl. vetensk. Acad. Förhandl.

1912[1]. Janet Charles, *Le Sporophyte et le Gamétophyte du Végétal; le Soma et le Germen de l'Insecte.*

1913[3]. Janet Charles, *Le Volvox.*

1913. Nachtsheim Hans, *Cytologische Studien ueber die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.)*, Arch. für Zellforschung, T. 11.

1913. Conrad W., *Observations sur Eudorina elegans Ehrenb.* Recueil de l'Institut botanique Leo Errera. T. 19, p. 321.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Holophyte 3

Orthophyte 4

— Proplastide et Méride 4

— — Méride diffus 5

— — Méride filamenteux colonial 5

— — Méride filamenteux monosiphoné 5

— — Méride filamenteux polysiphoné 6

— — Mérides phyto-blastéens eudorinien et volvocéen 6

— Nombre des chromosomes dans les mitoses 7

— — Nature au point de vue chromatique des mitoses de l'orthophyte 8

— Alternance sporophyto-gamétophytique de générations 9

— — Hypothèse relative au mode d'apparition phylogénétique de l'alternance de générations 10

— — Comparaison de la génération alternante végétale avec deux générations animales 13

— — — Valeur de la dénomination d'alternance de générations chez les Végétaux 17

— — — Pléomorphisme 19

— Classification des proplastides au point de vue chromatique 22

— — Propagules hémichromatiques 23

— — — Proplastide unicellulaire du protonéma des Muscinées 23

— — — Initiale de propagule polycellulaire des Muscinées 24

— — — Propagules des Hépatiques 24

Algues dont l'orthophyte ne présente pas l'alternance sporophyto-gamétophytique 25

— Phytoflagellate primitif 25

— Phytoflagellate à développement kystique 26

— Eudorina elegans 30

— — Phylogénèse 30

Pages

— — Orthophyte..... 30
— — Ontogénèse..... 33
— — — Protoméride..... 33
— — — Mérides intercalaires..... 36
— — — Mérides gamétogonidiens..... 37
— — — Mérides gamétaires..... 37
— — Holophyte..... 38
— Volvox..... 40
— — Proplastides et Mérides..... 40
— — — Ergasium et Gonidium..... 40
— — — Gonidies..... 41
— — — Catégories de mérides..... 41
— — Orthophyte..... 42
— Diatomées..... 43
— Rhabdonema..... 43
— Fucus..... 43
— — Mitoses des cellules du thalle..... 44
— — Mitoses de la cellule mère de spermatozoïdes..... 45
— — — Première mitose (mitose méotique)..... 45
— — — Deuxième mitose..... 46
— — — Troisième, quatrième et cinquième mitoses..... 46
— — — Sixième ou dernière mitose..... 46
— — Mitoses de la cellule mère des oosphères..... 46
— — — Première mitose (mitose méotique)..... 47
— — — Deuxième et troisième (dernière) mitoses..... 48
— — Mitoses du développement du zygote..... 48
— — Polyspermie..... 49

Algues dont l'orthophyte présente l'alternance sporophyto-gamétophytique..... 50
— Rhodophycée polysiphonée à tétraspores..... 51
— — Sporophyte..... 53
— — — Première partie du sporophyte (carposporophyte)..... 53
— — — — Zygote..... 53
— — — — Cellules auxiliaires..... 53
— — — — Migration des deux premiers noyaux issus du zygote 54
— — — — Complexe central du cystocarpe..... 54
— — — — Carposporogénèse..... 55
— — — — Cystocarpe..... 55
— — — Deuxième partie du sporophyte (tétrasporophyte)..... 56
— — — — Développement de la carpospore..... 56
— — — — Tétrasporogénèse..... 57
— — Gamétophyte..... 58

Pages

— — — Tétraspore..... 58
— — — Première mitose du développement de la tétraspore.... 59
— — — Andro-gamétophyte..... 59
— — — Gyno-gamétophyte..... 59
— — Résumé de la composition de l'orthophyte chez la Rhodophycée à tétraspores..... 60
— Spirogyra..... 61
— — Constitution du filament..... 61
— — Gamètes..... 61
— — Gamie..... 62
— — Développement du zygote..... 62
— — Orthophyte..... 63

Ulothrix zonata. Algue représentative de la forme ancestrale chez qui s'est établie l'alternance sporophyto-gamétophytique..... 66
— Orthophyte..... 66
— Partie agamétigène initiale..... 67
— — Protoméride..... 67
— — — Gamie..... 67
— — — Zygote..... 68
— — — Accroissement précurseur du repos estival..... 68
— — — Repos estival..... 69
— — — Développement du Protoméride..... 69
— — Premier méride filamenteux..... 70
— — — Premiers agamètes quadriflagellés..... 70
— — — Développement du filament..... 70
— Partie agamétigène intercalaire..... 70
— — Mérides intercalaires phyto-blastéens..... 70
— — — Proplastide..... 70
— — — Nombre et direction des bipartitions..... 71
— — — Expulsion des mérides phyto-blastéens..... 72
— — — Marche progressive de l'expulsion..... 73
— — Mérides intercalaires filamenteux..... 73
— — — Agamètes quadriflagellés..... 73
— — — — Libération..... 73
— — — — Structure..... 74
— — — — Mouvements..... 74
— — — Développement de l'agamète quadriflagellé..... 75
— — — Croissance du filament..... 76
— — — — Croissance en longueur..... 76
— — — — Croissance en diamètre..... 76
— — — Evanouissement du méride filamenteux..... 77

Pages

— Partie gamétigène intercalaire 77
— — Méride phyto-blastéen gamétaire 78
— — — Gamétogonidie ou proplastide du premier méride gamétaire 78
— — — — Nombre des bipartitions 78
— — — — Direction des bipartitions 79
— — — — Disposition phyto-blastéenne des gamétides 79
— — — — Expulsion des mérides phyto-blastéens gamétaires. 80
— — Méride filamenteux parthénogénétique 81
— — — Gamètes 81
— — — — Libération 81
— — — — Groupement par quatre 81
— — — — Structure 82
— — — — Mouvements 82
— — — — Développement parthénogénétique 83
— — — Mérides phyto-blastéens issus du filament parthénogénétique 85
— Partie gamétigène terminale de l'orthophyte 85
— Phylogénèse de l'Ulothrix 86
— — L'orthophyte de l'Ulothrix considéré comme facultativement composé d'une génération amphigonique et d'une génération monogonique 92
— — Le Fucus considéré comme ayant un orthophyte simple.... 97
Travaux cités 103

Limoges. — Imp. Ducourtieux et Gout, 7, rue des Arènes

Library
N. C. State College

MAR 77
N MANCHESTER,
INDIANA